COMPORTAMENTO ANIMAL

Maria Emília Yamamoto & Gilson Luiz Volpato

Organizadores

2ª. Edição

SUMÁRIO

Prefácio .....
Adalberto Val

Prólogo .....
Maria Emília Yamamoto, Gilson Luiz Volpato

Prólogo à segunda edição.....
Maria Emília Yamamoto, Gilson Luiz Volpato

Cap 1 Percorrendo a história do estudo do comportamento animal: origens e influências.....
Maria Emília Yamamoto

Cap 2 Ciência e Comportamento Animal.....
Gilson Luiz Volpato

Cap 3 Métodos de Estudo do Comportamento.....
Eliane Gonçalves de Freitas, Silvia Mitiko Nishida

Cap 4 Causas Próximas e Causas Distais na Compreensão do Comportamento Animal.....
Renata Gonçalves Ferreira

Cap 5 Neurociência Cognitiva.....
Alfredo Pereira Júnior

Cap 6 Bases Neurobiológicas do Comportamento.....
Anette Hoffmman, Percilia Cardoso Giaquinto

Cap 7 Ritmos Biológicos.....
Nelson Marques, Luís Menna-Barreto

Cap 8 Comunicação.....
Charles T. Snowdon

Cap 9 Cognição Animal
Briseida D. Resende e Patrícia Izar

Cap 10 Cooperação Animal .....
Regina H. F. Macedo

Cap 11 Agressão.....
Felicity Ann Huntingford, SathyabamaChellappa

Cap 12 Reprodução.....
Maria Bernadete Cordeiro de Sousa, Hélderes Peregrino da Silva

Cap 13 Emoções.....

Kastumasa Hoshino

Cap 14 Comportamento Humano.....
Vera Silvia Raad Bussab, Fernando José Leite Ribeiro, Emma Otta

Cap 15 Bem-estar Animal .....
Donald Broom

Cap 16 Práticas para o Ensino do Comportamento Animal .....
Arrilton Araújo, Fívia de Araújo Lopes, Maria de Fátima Arruda, Gilson Luiz Volpato

PREFÁCIO

A Ciência tem percorrido caminhos jamais previstos. Revela as entranhas do inimaginável, explica o inexplicável, matiza o que nos cerca. Mais, a Ciência contribui, a passos largos, para desvendar os segredos que nos constroem, para desvendar de onde viemos e para onde vamos. Projeta o futuro a partir dos efeitos que a nossa vida moderna tem causado sobre o ambiente. Alerta-nos acerca do que deveríamos moderar quanto à nossa expansão unilateral sobre aquilo que não nos pertence. Não se trata de fé cega na Ciência, mas do único caminho possível, do caminho que permite a co-existência dos que fazem e dos que não fazem Ciência. Os fatos podem ser interpretados de forma diferente pelos diferentes atores uma vez que a Ciência não é neutra, mas, jamais, podem ser tomados para sempre sem os questionamentos metodológicos que permitem sua validação. Nem o mais singelo jeito de ser do homem, dos bichos e das plantas pode ser escondido da Ciência.

O estudo do comportamento do homem e dos bichos revela a fragilidade de cada um e de todos os organismos que interagem num mundo mutável, num mundo ao mesmo tempo em construção, num mundo em que os processos de codificação de comportamentos estão por serem explicitados. O que dizer do que foi escondido nos ambientes que se construíram e evoluíram ao longo dos milhões de ano de existência da vida. O que dizer dos peixes, que estão ora misturados a um mundo quase desconhecido, o mundo aquático, ora enterrados no lodo que o suporta e parece ter dado origem a um mundo que a biologia busca, entre outros, conhecer. Ainda que muitos pensem estar os recursos naturais todos disponíveis para nosso uso neste momento, não estamos sós. Neste mundo co-habitam e co-habitarão gente, bichos e plantas que têm formas e jeitos que conhecemos quase nada; formas, jeitos e comportamentos que podem ser profundamente influenciados por nossas ações e reações. Ações e reações que definem o que restará intacto para ser estudado. No que tange ao comportamento, a sensibilidade às nossas ações e reações são mais críticas, pois há um mosaico de fatores que determinam os comportamentos de tudo e de todos.

Este livro reflete um esforço sem precedentes de dois colegas que buscaram reunir em torno de uma questão central da Biologia, o Comportamento Animal, cientistas com experiência singular. São doze capítulos que nos tiram o fôlego;

que projetam uma luz para além da Biologia. Mexem com o “eu”, pois explicitam como se comportam os animais. Mexem com o “eu” de cada um nós por que comportamento também se compara e se questiona. Mexem com o nosso “eu” porque evoluímos, mas nossa diferenciação enquanto se deu a passos largos do ponto de vista morfológico, não aconteceu tão significantemente no que tange ao comportamento. Descrevemos de forma mais profunda o comportamento dos bichos do que o nosso próprio e isso tem nos permitido conhecer melhor. Conhecendo como se comportam os bichos, nos conhecemos. Não, não porque somos iguais aos bichos, mas por que a Ciência permite derivar o que vamos explicitando de forma metodologicamente correta. A isto se propõe esta bela contribuição; busca nos limites do conhecido, em raros exemplos da natureza, em observações delicadamente planejadas em laboratório, as explicações para o Comportamento Animal.

Adalberto Luis Val
Biólogo - INPA - AM

PRÓLOGO

O estudo do comportamento animal é uma área de pesquisa e investigação consolidada na Europa e nos Estados Unidos, que tem suas raízes na teoria da evolução de Charles Darwin e, mais recentemente, na Etologia, proposta por Lorenz, Tinbergen e von Frisch. Desde então, essa área cresceu e se diversificou, dando origem a várias disciplinas e abordagens de investigação, entre elas a própria Etologia, a Ecologia Comportamental, a Neuroecologia, a Psicologia e a Ecologia Fisiológicas, a Psicologia Evolucionista, a Neurociências, entre outras.

No Brasil, os primeiros estudos foram iniciados na década de 1960 pelo Departamento de Psicologia Experimental da Universidade de São Paulo, a partir do qual se irradiou para vários pontos do país. A mesma diversificação observada nos países europeus e nos Estados Unidos repetiu-se aqui. As várias sociedades científicas hoje existentes no Brasil refletem essa diversificação, como a Sociedade Brasileira de Etologia, a Sociedade Brasileira de Neurociências e Comportamento (antiga Sociedade Brasileira de Psicobiologia), Sociedade Brasileira de Psicologia, Sociedade Brasileira de Sociologia, Sociedade Brasileira de Sono, Associação Brasileira de Psicoterapia e Medicina Comportamental, Sociedade Brasileira de Sexualidade Humana, entre outras. No entanto, essa pujança de grupos e investigações não se repete na produção de livros. Nossa produção de livros sobre comportamento animal é ainda muito modesta e contrasta com o acelerado incremento dos estudos científicos nessa área aqui no Brasil. Alguns livros foram traduzidos, como *Ecologia Comportamental*, de Krebs e Davies, *Explicando o Comportamento Animal*, de Marian Dawkins, *O Estudo do Comportamento Animal*, de Aubrey Manning, *Etologia*, de Renné Chauvant etc. Como produção própria, no entanto, os livros de abordagem geral não existem, sendo os títulos geralmente restritos a uma área ou abordagem.

O presente livro vem preencher essa lacuna na literatura brasileira relativa ao estudo do comportamento animal, com capítulos que abrangem as várias orientações desta área de investigação, compreendendo o comportamento animal em seu formato mais contemporâneo e multidisciplinar. Cientistas representativos de suas áreas de especialização escreveram cada um dos capítulos usando em muitos casos suas próprias pesquisas para ilustrarem os conceitos principais da área. Os autores estrangeiros

convidados, pesquisadores de reconhecimento internacional e relevância incontestável, mantêm, todos, vínculo com o Brasil através da colaboração com pesquisadores brasileiros e o estudo de espécies nativas do Brasil, dessa forma contemplando a forte ênfase de se buscar produções nacionais ou a ela ligadas.

Consideramos, também, algumas características da estrutura deste livro como relevantes. A linguagem é acessível para todos, iniciantes e aqueles já familiares com a área, sem deixar de lado a precisão e o rigor científico. A estrutura básica do livro compreende 14 capítulos, sendo um introdutório sobre os rudimentos históricos do estudo do comportamento animal no Brasil; dois capítulos sobre as bases filosóficas e metodológicas da pesquisa nessa área; seguem três capítulos onde se discute as bases neurobiológicas do comportamento; os seis capítulos seguintes apresentam tópicos específicos ao estudo do comportamento animal; e um último capítulo trata sobre o bem-estar animal, excursionando sobre o lado aplicado desses estudos; e, finalmente o último capítulo apresenta algumas sugestões de aulas práticas que serão úteis ao professor.

Essa estrutura reflete, evidentemente, a seleção dos editores para esta ampla área, mas uma seleção que procurou incluir uma amostragem significativa dos tópicos e abordagens. Ressaltamos, no entanto, que procuramos não nos manter atrelados a um único viés do estudo do comportamento, defendendo assim uma concepção mais holística necessária para se entender “o que”, “por que” e “como” os animais se comportam. A disseminação de escolas mais fechadas na abordagem do comportamento animal pode distorcer a visão dos iniciantes, levando-os a acreditar que o comportamento animal pode ser visto pó

r um único ângulo. Ao contrário, trata-se de uma área de síntese, onde conhecimentos de bioquímica, morfologia, fisiologia, evolução e ecologia interagem, em estudos experimentais ou não, de campo ou laboratório, na tentativa de se conhecer as razões mais íntimas do comportamento animal. É essa abordagem geral e ampla que dá força e beleza ao estudo do comportamento animal.

Maria Emília Yamamoto

Gilson Luiz Volpato

PRÓLOGO À SEGUNDA EDIÇÃO

É com grande satisfação que apresentamos à comunidade acadêmica a segunda edição do livro *Comportamento Animal*. Quando ele foi lançado, em 2007, não havia no Brasil um livro didático que abordasse a maior parte das questões relativas ao tema. Fomos pioneiros neste sentido. Tivemos a satisfação de ver a primeira edição esgotada e nosso livro utilizado em disciplinas de graduação nas ciências biológicas e na psicologia e como literatura de referência em processos de seleção na pós-graduação.

Acreditamos ter atingido nosso objetivo de oferecer à comunidade acadêmica um manual amplo, consistente e de qualidade para o ensino do comportamento animal. Porém, como todo manual, este também dever ser atualizado constantemente. Com isso esperamos atender melhor aos leitores que nos prestigiam com sua utilização, professores e estudantes. Acreditamos também que esta segunda edição traz aperfeiçoamentos em relação à primeira. Os capítulos foram, em sua maioria, revisados e atualizados, um deles (bem estar animal) foi reescrito por outro autor, e três novos capítulos foram adicionados. O primeiro deles atende à necessidade de incluir, de forma mais extensa, a análise das quatro questões de Tinbergen no estudo do comportamento, fundamental para todo estudante da área. O segundo, sobre cognição animal, aborda um tema que ganha cada vez mais ênfase no estudo do comportamento, trazendo resultados extremamente inovadores. E, finalmente, o capítulo sobre ecologia comportamental trata da questão do forrageio e alimentação, abordando o tema tanto do ponto de vista de estudos de campo quanto de cativeiro.

Esperamos que a continuidade desta iniciativa servirá de estímulo àqueles que se entusiamam com as questões do comportamento animal. Não é nossa intenção apresentar uma visão única do estudo do comportamento, e por essa razão demos liberdade aos diversos autores para mostrar seus olhares sobre os animais. É exatamente esse perfil variado que dá à abordagem do comportamento animal um universo mais desafiador. Enquanto disciplinas específicas procuram manter suas raízes e entender focos específicos do comportamento, como a própria etologia, a neurociências, a ecologia comportamental, entre outras, este livro procura mostrar, principalmente ao iniciante, os vários caminhos que poderá percorrer. Aos mais experientes, talvez um momento de reflexão sobre a unicidade de um processo tão global quanto o comportamento. Ele expressa a interface entre histórias evolutivas longínquas, e

também experiências muito recentes, na incrível dança das espécies num mundo em contínua mudança. Entre um sistema digestório complexo e os sítios alimentares do ambiente, é imperativo haver o comportamento alimentar. Entre os sofisticados aparelhos reprodutores e os parceiros sexuais, a interface é comportamental. A próprias genética se beneficia, ao mesmo tempo que influencia muitos aspectos do comportamento. Mais ainda, os universos psicológico, fisiológico, farmacológico e morfológico dos animais se entrelaçam e convergem, muitas vezes, no comportamento, colocando esse mundo em conexão estreita com o meio que o cerca. A leitura dos diversos capítulos, cada um ao seu modo, mostra exatamente isso. Ao final, como não poderia faltar, questões educacionais e ligadas ao ensino do comportamento são estimuladas.

Agradecemos a todos que, mais uma vez, se propuseram a estimular esta obra, seja atuando direta ou indiretamente na sua construção. Em particular, agradeço ao Dr. Rodrigo Egydio Barreto, que aceitou, mesmo que numa situação difícil, o desafio de traduzir o capítulo sobre bem-estar animal. Agradecemos também a todos os autores, que nos responderam em tempo recorde para a revisão de seus capítulos, já presentes na primeira edição, ou a redação de novos que foram incluídos nesta segunda edição.

Esperamos que você leitor, aproveite e se beneficie desta edição tanto quanto nós o fizemos ao organizá-lo.

Maria Emília Yamamoto

Gilson Luiz Volpato

Capítulo 1

PERCORRENDO A HISTÓRIA DO ESTUDO DO COMPORTAMENTO ANIMAL: ORIGENS E INFLUÊNCIAS

Maria Emilia Yamamoto

emilia.yamamoto@uol.com.br

Departamento de Fisiologia, Centro de Biociências

Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN, Natal, RN, Brasil

INTRODUÇÃO

O interesse do homem pelo comportamento animal data de quando nossa espécie ainda vivia em cavernas. Informações sobre os hábitos de predadores e presas e a maneira de lidar com espécies que pudessem ser úteis eram extremamente importantes e estavam ligadas à própria sobrevivência dos indivíduos. Exemplos mais recentes, como as fábulas de Esopo e as *Just So Stories* de Rudyard Kipling codificam morais sobre o comportamento humano através de histórias de animais. Também não é incomum na linguagem atual o uso de termos relativos a animais para exprimir características humanas, como "burro", "gata", "fera", "galinha" etc. Desnecessário dizer que esses termos geralmente não fazem jus ao animal que representam. A interação dos homens com os animais e o interesse em seu comportamento têm acompanhado a própria história humana.

Porém, por que estudar o comportamento animal? O crescimento da área nos últimos anos (Snowdon, 1999; Alcock, 2003) demonstra que este é um campo do conhecimento científico que adquiriu uma importância inegável. O reconhecimento de sua importância foi explicitado, de forma inegável, na justificativa de concessão do Prêmio Nobel a Nikolaas Tinbergen, Karl von Frisch e Konrad Lorenz em 1973, por tirar o estudo do comportamento do beco sem saída em que se encontrava à época. Mas o estudo do comportamento não é relevante apenas pelo que tem produzido e pelas questões que têm sido esclarecidas, de interesse para os pesquisadores da área. Sua relevância também pode ser medida pelas importantes contribuições a outras áreas do conhecimento.

Snowdon (1999) destaca cinco áreas para as quais o estudo do comportamento animal fez contribuições importantes:

1. *A compreensão do comportamento humano*. A diversidade de comportamento de espécies e populações animais tem servido de base para o estudo e a compreensão do comportamento humano. Dois exemplos bastante conhecidos são os estudos de Harlow (Harlow & Suomi, 1974) com macacos e de Seligman (Seligman & Beagley, 1975) com ratos, sobre estresse e privação social. O modelo do desamparo aprendido, desenvolvido por Seligman através da apresentação de um choque inevitável a ratos, é hoje considerado um modelo clássico de ansiedade e depressão (Vollmayr & Henn, 2003), com aplicação a humanos (Shors, 2004). Os estudos de Harlow, sobre privação social de macacos Resos em idade precoce, tiveram grande influência sobre teorias de apego e desenvolvimento infantil.

2. *A neurobiologia*. A observação do comportamento pode fornecer informações importantes sobre processos cognitivos e correlatos de atividade cerebral. Higley (Highley & Linnoila, 1997) desenvolveu um modelo com macacos resos para a investigação do funcionamento do sistema serotonérgico e sua relação com comportamentos indicativos de dominância e impulsividade. Os resultados mostraram de forma consistente que baixos níveis de serotonina no sistema nervoso central estão correlacionados com alta agressividade, falta de controle, isolamento social e habilidades sociais diminuídas. Highley mostrou também que experiências precoces têm um efeito sobre a expressão desses comportamentos, ressaltando a interação entre genes e o meio ambiente. Estudos mais recentes mostram que essa relação também é verdadeira para humanos e que a serotonina tem influência sobre o humor, o comportamento social (Young & Leyton, 2002) e os níveis de impulsividade (Crean *et al.*, 2002).

3. *A conservação do meio ambiente e o manejo de recursos naturais*. Animais são importantes indicadores ecológicos, e o acompanhamento de seu comportamento permite avaliar riscos ao ambiente mais precocemente do que indicadores tradicionais, como diminuição na taxa reprodutiva e no tamanho de populações. Não só desse ponto de vista que o estudo do comportamento é importante. Medidas conservacionistas precisam, além do conhecimento sobre a ecologia e a genética das espécies ameaçadas, também saber como o animal se comporta. Trabalhos de reintrodução de animais ameaçados ao seu habitat natural necessitam de um programa de acompanhamento e treinamento intensivo para alcançar uma taxa de sobrevivência, que nos casos bem sucedidos variou entre 34% e 71% (Beck *et al.*, 1991). As dificuldades enfrentadas por esses animais vão da defesa e identificação de predadores a escolha de habitat, procura e processamento de alimento, locomoção e escolha de parceiro (Shumway, 1999). O conhecimento anterior do comportamento dessas espécies é necessário para que os animais possam ser treinados a enfrentar tais dificuldades. O mesmo é verdadeiro para o manejo de populações selvagens, o planejamento de reservas de conservação, a redução de conflitos homem-animais e a criação bem-sucedida em cativeiro.

4. *O bem-estar animal*. Há uma história, tristemente famosa na primatologia, de um grupo de babuínos hamadrias selvagens que foi levado a um zoológico alemão para exibição ao público. Na época, meados do século XX, esses animais eram completamente desconhecidos e o procedimento padrão de alojamento foi utilizado: um número semelhante de machos e fêmeas foi alojado em um mesmo local. O que se seguiu depois foi uma verdadeira guerra – machos iniciaram uma disputa cruenta pelas fêmeas, causando morte entre eles e entre as fêmeas em disputa. Trabalhos posteriores, principalmente de Hans Kummer (1984), em ambiente natural e no laboratório, mostraram que esses animais tinham uma organização social extremamente complexa, constituída de quatro níveis: famílias, clãs, bandos e tropas. A unidade básica, as famílias, é formada por um macho adulto, ao menos uma, mas em geral duas ou três fêmeas e

suas crias. Há uma hierarquia entre os machos, mas quando um macho dominante observa uma unidade familiar, isto é, ele associa um macho a uma fêmea, ele respeita a ligação do par e não disputa a fêmea. Na situação descrita acima, o desconhecimento do comportamento e ecologia da espécie resultou em um comportamento aberrante, que poderia ser evitado caso o alojamento dos animais fosse feito respeitando suas características específicas. Uma questão mais emergente refere-se à pesca esportiva, onde se inclui a prática do pesque-e-solte, na qual se pesca o peixe, ele é retirado da água e, posteriormente, devolvido à água. Essa prática pressupõe que esses animais não sintam dor, uma conclusão que não se sustenta frente a uma abordagem mais ampla sobre os animais (Volpato, 2000). Como a dor é uma percepção que não é fácil de ser evidenciada nos animais não humanos, a descrição comportamental foi fundamental. Num desses estudos, por exemplo, Sneddon (2003) mostrou que um estímulo químico nocivo (0,1 ml de ácido acético 0,1% em salina estéril) colocado nos lábios da truta arco-íris fazia esses animais balançarem o corpo apoiados na nadadeira peitoral, rasparem os lábios contra o substrato e paredes do aquário e dobrarem a freqüência ventilatória. Porém, esses peixes aboliram essas reações comportamentais quando antes do estímulo "doloroso" recebiam dose de morfina, um potente analgésico. Outros estudos também corroboram essa idéia e hoje podem servir de norteamento para se abolir o pressuposto básico da prática da pesca esportiva (Balon 2000, Chandroo 2004, Sneddon et al. 2003a,b, Sneddon 2004). Como visto, o conhecimento do comportamento é fundamental para que a criação em cativeiro e o tratamento com os animais sejam feitos de forma ao mesmo tempo eficiente e que atenda às necessidades dos animais.

5. *A educação em ciência e a atração para a carreira científica*. A atratividade desta área de pesquisa é uma porta de entrada para a carreira científica para muitos jovens com potencial. Dados de Snowdon (1999) mostram que até 75% de alunos de graduação em biologia interessa-se em cursar disciplinas de comportamento animal, nos EUA e no Reino Unido, mesmo quando elas não são obrigatórias. Minha experiência na Universidade Federal do Rio Grande do Norte sugere que este tipo de atração pela área também ocorre aqui no Brasil em alunos de Biologia e Psicologia.

O estudo do comportamento animal é feito atualmente por várias disciplinas e com objetivos diferentes, embora complementares. Como Laland e Brown (2002) sugerem, o estudo do comportamento requer a investigação de questões amplas, que incluam não apenas aquelas relativas a como o comportamento se desenvolve durante o período de vida de um indivíduo, mas também as relativas à evolução do comportamento. Essa amplitude de questões de investigação veio dar origem, ao longo

do tempo, a várias disciplinas científicas. Um olhar na história do estudo do comportamento animal permite entender como isto veio a ocorrer.

O modelo teórico que abre a possibilidade do estudo do comportamento animal do ponto de vista evolutivo é proposto por Charles Darwin, em seu livro "*A Origem das Espécies*" (1859/1981). Nele, Darwin propõe a **teoria da evolução**[1] através da **seleção natural**[2], que parte do pressuposto que há uma continuidade entre todos os seres vivos, o homem aí incluído[3]. Isso já havia sido proposto por Aristóteles com sua *Scala Naturae*; porém, ele via a evolução como uma escada, com o homem em seu topo. O grande mérito de Darwin foi descartar a linearidade e propor uma estrutura ramificada, a árvore da vida**,** nascida de uma única raiz, evoluindo e diversificando-se em inúmeros ramos evolutivos. As diferenças perdem neste caso a conotação de grau ou status, de melhor e pior, de perfeito e imperfeito, sem perder sua relação histórica com a raiz da vida.

Em um livro posterior, "*A Expressão das Emoções no Homem e nos Animais*" (1873/2000), Darwin faz descrições do comportamento de animais de forma anedótica, como era o costume da época. Essas descrições ilustravam seu ponto de vista de que as mentes de homens e animais mostravam diferenças apenas de complexidade e que, portanto, era possível compreender a mente e as emoções humanas através do estudo de animais. George Romanes, protegido e posteriormente assistente de pesquisa de Darwin, pode ser considerado o fundador do estudo do comportamento animal, em função de seus estudos do comportamento, principalmente de invertebrados, usando como pano de fundo a teoria da seleção natural. Outros cientistas se interessaram pela área e desenvolveram estudos no final do século XIX e início do século XX, como Herbert Spencer Jennings, Ivan Pavlov, Edward L. Thorndike e T. Schjelderup-Ebbe, cujo estudo sobre a ordem das bicadas em galinhas deu origem ao conceito de dominância.

---

[1] A teoria da evolução propõe que as espécies hoje existentes evoluíram a partir da modificação genética de seus ancestrais, através de alterações graduais, e pelo mecanismo da seleção natural. Após a formulação de Darwin várias adições foram propostas, como as mutações neutras, o efeito do fundador, a deriva genética e a exaptação.

[2] A seleção natural é um processo através do qual indivíduos mostram sobrevivência e/ou reprodução diferencial. Para que a seleção natural ocorra três condições devem ser satisfeitas: a) a população em que esse indivíduo se encontra deve mostrar variação genética; b) essa característica, de base genética, deve ser transmitida através da hereditariedade; c) algumas das variações devem prover vantagens reprodutivas e/ou de sobrevivência ao seu portador.

[3] Darwin desenvolveu a teoria da seleção natural sem qualquer conhecimento das leis mendelianas da genética, o que torna o seu feito ainda mais notável. Rose (1998) relata que após a morte de Darwin foi encontrado, entre seus papéis, uma correspondência com a cópia do trabalho de Mendel com ervilhas, ainda por abrir. Fica a cargo de nossa imaginação o que poderia advir desse encontro de idéias.

Após a morte de Darwin, a influência de sua teoria perdeu força. Darwin e a teoria da evolução permaneceram mais ou menos esquecidos, mesmo no início do século XX quando as leis de Mendel foram redescobertas. O renascimento da doutrina darwinista coincide com dois movimentos aparentemente irreconciliáveis que sacudiram a psicologia entre 1930 e 1940, um deles claramente ligado à proposta darwiniana: a etologia, nascida na Europa, e a psicologia comparada ou experimental, com raízes nos Estados Unidos.

As duas abordagens tinham pontos de partida opostos, mas a grande batalha travou-se fundamentalmente sobre a questão do desenvolvimento. Enquanto que os etólogos enfatizavam o papel da natureza, do biológico, os psicólogos consideravam que os comportamentos eram fundamentalmente aprendidos. É claro que, quando os pontos de partida são tão diferentes, também o serão os procedimentos, as condições de coleta de dados, as questões estudadas e, inevitavelmente, os resultados obtidos. Então, enquanto os etólogos preferiam estudar uma ampla variedade de animais, mas principalmente peixes e pássaros, em ambiente natural, à procura de características específicas das espécies, os psicólogos estudavam mamíferos, principalmente ratos, em ambiente controlado de laboratório, buscando por leis gerais de aprendizagem. Não é de surpreender que os primeiros descreveram comportamentos estereotipados, característicos de cada espécie, dando origem a conceitos tais como **padrão fixo de ação**[4], **estímulo sinal**[5] e **mecanismo liberador inato**[6]. Já os outros, com sua ênfase no controle e procedimentos padronizados, descreveram leis gerais da aprendizagem, como a lei do **reforçamento**[7], o **condicionamento clássico**[8] e o **condicionamento operante**[9].

[4] Padrão fixo de ação: uma resposta motora padronizada, específica da espécie, que pode ser iniciada por um estímulo ambiental, mas que continua até que a seqüência se complete independente da influência de estímulos externos.
[5] Estímulo sinal: estímulo simples, tal como uma cor ou som, que desencadeia um padrão fixo de ação.
[6] Mecanismo liberador inato: um mecanismo neuro-sensorial especial que libera uma reação a um estímulo-sinal ou a uma combinação desses estímulos.
[7] Reforçamento: qualquer ação ou evento que aumenta a probabilidade de que uma resposta seja repetida.
[8] Condicionamento clássico: aprendizagem que ocorre através da associação de um estímulo neutro com um estímulo que causa uma resposta reflexa.
[9] Condicionamento operante: aprendizagem que ocorre quando uma resposta aumenta em freqüência após a apresentação de um evento reforçador.

Duas são as figuras mais representativas do primeiro movimento – **Konrad Lorenz** e **Nikolaas Tinbergen**[10]. Apesar de terem sido amigos e colaborado durante a maior parte de suas carreiras, não poderia haver duas pessoas mais diferentes. Lorenz, austríaco de família bem sucedida, cujo pai era um ortopedista afamado, cresceu na ampla propriedade familiar, na qual conviveu com os animais de que tanto gostava. Extrovertido, exuberante, Lorenz dominava e encantava a todos em congressos e conferências e talvez tenha sido o cientista que mais contribuiu para a divulgação da Etologia enquanto área de investigação. Defensor intransigente da observação naturalista do comportamento, é por muitos considerado um contador de histórias mais do que um cientista. Tinbergen, por outro lado, é descrito como um homem gentil e discreto, um cientista cuidadoso que planejava seus experimentos de forma elegante, respondendo a questões sobre a evolução. Seu legado é visível até hoje nos trabalhos científicos da área. As **quatro questões**[11] propostas por ele para estudar o comportamento animal são consideradas como a pedra de toque do estudo do comportamento (ver Ferreira, capítulo 4 deste volume).

Na Psicologia Comparada a figura mais conhecida, do lado mais radical do espectro, é B. F. Skinner. Contemporâneo de Lorenz e Tinbergen, ele criou, a partir das idéias de John B. Watson e Ivan Pavlov, a teoria do behaviorismo. Em completa oposição à Etologia, Skinner pregava que indivíduos, humanos e não humanos, eram em grande parte o produto de seu ambiente, devendo a maior parte de suas características à aprendizagem. Extremamente criativo e habilidoso, construía a maioria dos equipamentos que usava em seus experimentos, o mais famoso deles a caixa de

[10] O reconhecimento da área veio com a concessão do Prêmio Nobel de Medicina em 1973 a estes dois pesquisadores juntamente com Karl von Frisch. A razão apresentada para a concessão do prêmio foi que esses pesquisadores, com seu entendimento das bases evolutivas do comportamento, haviam tirado esta área do beco sem saída das explicações divergentes, fornecendo uma visão abrangente. Curiosamente, Jay Tinbergen, irmão de Nikolaas, já havia recebido o Prêmio em 1969, por seu trabalho na área de economia.

[11] Em resposta à divergência sobre que tipo de explicação sobre o comportamento era mais adequada, Tinbergen propôs quatro questões complementares que deveriam ser respondidas para um completo entendimento da determinação do comportamento: a) quais são os mecanismos que regulam o comportamento; b) como o comportamento se desenvolve; c) qual o seu valor de sobrevivência; d) como ele evoluiu ou qual sua história filogenética. As duas primeiras são também chamadas de questões próximas, pois dizem respeito aos determinantes localizados no ambiente interno e externo do indivíduo. As duas últimas são chamadas de questões finais ou funcionais, no sentido de que procuram por determinantes evolutivos. Poderíamos dizer que as questões próximas são questões do tipo "como" e as finais do tipo "por que".

Skinner, ou caixa de condicionamento operante, até hoje utilizada em laboratórios de ensino e pesquisa em todo o mundo[12].

Lorenz e Skinner representam os extremos no contínuo inato/adquirido no estudo do desenvolvimento, embora nunca tenham se defrontado em um debate. A polêmica levantada por essas duas posições, no entanto, foi longa e feroz. Muito foi escrito e dito por defensores de ambos os lados mais para criticar a posição oposta do que para defender a própria posição. Porém, uma parte dos cientistas da época situava-se em uma espécie de área cinzenta, entre eles Daniel Lehrman, que foi uma peça chave na integração das duas abordagens. Lehrman era um homem tão carismático quanto Lorenz, e alinhava-se com os psicólogos experimentais. Por formação e inclinação, porém, ele aliava aos estudos sobre hormônios e comportamento em pombos, que realizava em seu laboratório, a paixão pela observação naturalista de pássaros. Em 1953 publicou um artigo no periódico *Quarterly Review of Biology* intitulado "A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior" no qual ele criticava a dicotomia entre inato e aprendido defendida por Lorenz. Lehrman criticava duramente a idéia de que todos os comportamentos pudessem ser classificados como inatos ou aprendidos e propunha como alternativa uma abordagem interacionista. Ele argumentava que todo comportamento origina-se de uma interação entre um organismo em desenvolvimento e seu meio, antecipando a posição predominante nos dias atuais. Durante pelo menos as duas décadas seguintes foi travado um acirrado debate sobre a questão inato/aprendido, biológico/social, natureza/criação (em inglês, *nature/nurture*), que constituiu o cerne da disputa entre os dois grupos. Defensores de uma ou outra posição não conseguiam enxergar o mérito da posição oposta e acumulavam evidências favoráveis à posição que defendiam.

Do lado dos psicólogos experimentais, o conceito de inato era amplamente criticado, seja pela dificuldade de definição (normalmente ele era definido pela sua negação – aquilo que não é aprendido), ou pelo acúmulo de evidências de que algumas das características associadas a ele podem facilmente ser atribuídas a outras causas. Por exemplo, o caráter estereotipado de um comportamento, que para os etólogos era

[12] Um exemplo da inventividade de Skinner foi a invenção da "baby box", um berço modificado que ele criou para sua segunda filha, Deborah. Consistia num espaço fechado, com temperatura e umidade controladas, no qual o bebê podia dormir. A frente tinha uma vasta janela de acrílico que permitia visão do ambiente. Skinner deu uma entrevista à revista *Ladies Home Journal* apresentando sua invenção. Essa entrevista criou uma grande polêmica, gerando o boato de que o cientista criava sua filha em uma caixa de observação, o que, é claro, não correspondia à verdade, pois a caixa era usada apenas para o bebê dormir.

evidência de que era característico da espécie e inato, podia ser também explicado por um ambiente extremamente uniforme para os animais de uma determinada espécie. Além disso, o caráter inato de um comportamento não podia ser demonstrado experimentalmente. Os procedimentos habituais, como os **experimentos de isolamento**[13] e de **cruzamento**[14], não permitiam a exclusão do ambiente como fator de influência sobre a expressão do comportamento. O segundo tipo, principalmente, traz embutida uma falácia, a de que a existência de uma base genética impede qualquer influência do ambiente. O argumento inatista perdeu ainda mais força quando foi demonstrado que comportamentos tradicionalmente tidos como inatos e específicos da espécie podiam ser modificados pela experiência, como é o caso do sugar em bebês. Embora um bebê recém-nascido mostre-se capaz de sugar o bico do seio, de uma mamadeira ou de uma chupeta, este comportamento não é imune à experiência. Vários estudos sugerem que o bebê aprimora essa habilidade à medida que se desenvolve, e que a lactação é um importante canal de comunicação entre a mãe e a criança, de forma que essa atividade torna-se, com o decorrer do tempo, algo muito mais complexo do que apenas um episódio de alimentação, atestando a plasticidade do comportamento humano.

Por outro lado, os etólogos insistiam que a aprendizagem não podia ser encarada como uma regra sem limites. Nesse sentido, o envolvimento da aprendizagem na modelagem de um comportamento não significa que esse comportamento não tenha uma base genética. Da mesma forma, não se pode ensinar qualquer coisa a qualquer indivíduo; as características biológicas de cada espécie impõem limites que não podem ser transpostos. A famosa frase de Watson de que poderia transformar qualquer bebê saudável em um médico, advogado, comerciante ou mendigo, independente de seus talentos, peculiaridades, habilidades, vocação ou raça (citado por Goodenough, 1993),

[13] Experimentos de isolamento: são experimentos nos quais os animais são separados de seus co-específicos no momento do nascimento, passando a viver isolado até que venha a ser testado. A lógica por trás deste experimento é que o animal não teria oportunidades de aprender com outro animal da mesma espécie, e porisso o comportamento resultante deveria ser inato. Obviamente, a aprendizagem também se dá por interação com o ambiente físico, e esses experimentos não eliminavam a possibilidade de aprendizagem.

[14] Experimentos de cruzamento ou de hibridação: há três variações deste experimento. Na primeira, indivíduos com variações em determinado traço ou comportamento são cruzados e observa-se como o traço se manifesta na prole. No segundo caso, linhagens de comportamento semelhante são cruzadas entre si para enfatizar o traço. No terceiro caso, faz-se o cruzamento seletivo, também chamado de seleção artificial, no qual indivíduos com uma determinada característica são cruzados para acentuar essa característica. Este tipo de experimento não fornece evidências para o caráter inato do comportamento, apenas para sua base genética. No entanto, o fato de um comportamento apresentar base genética não significa que ele não sofre influência do ambiente, não fornecendo, portanto uma base segura para o caráter inato do comportamento ou traço.

não podia ser aceita pelos etólogos. Rapidamente, até mesmo os psicólogos perceberam que ela era, de fato, uma afirmação muito ampla e extrema para ser verdadeira. O trabalho de Keller e Marion Breland (1961), alunos de Skinner que treinavam animais para fins comerciais, conta de sua dificuldade em treinar um guaxinim a depositar uma ou duas moedas em um cofrinho, na vitrine de um banco, de forma a encorajar os transeuntes a iniciarem uma poupança. O guaxinim perdeu rapidamente seu "emprego", assim como o casal de psicólogos, quando, antes de colocar as moedas no cofrinho e assim receber um alimento como recompensa, passava alguns bons minutos esfregando as moedas ou colocando-as na fenda do cofre e retirando-as em seguida. Ao fazer a associação entre seu desempenho e o alimento, essa associação remeteu a outra, muito mais forte porque específica da espécie, entre limpeza e alimento.

Um outro princípio da aprendizagem, o da equivalência de associação, também foi questionado. Garcia e Koelling (citados por Goodenough, 1993), em um engenhoso experimento, mostraram que alguns tipos de associação eram possíveis de ser estabelecidos, como um gosto doce associado à náusea e uma luz a um choque, resultando em comportamentos de **esquiva**[15] em ratos. Porém, o contrário, a associação da luz à náusea e do gosto doce ao choque não resultava em comportamento de esquiva. As predisposições naturais da espécie resultam em diferentes habilidades de aprendizagem que refletem adaptações a diferentes *habitats* ou estilos de vida. Essas adaptações são adquiridas ao longo de milhares, muitas vezes milhões, de anos de evolução, e dificilmente podem ser erradicadas por um processo de aprendizagem em uma situação artificial.

Foi apenas a partir da década de 1970 que este debate começou a perder força. A gradativa integração dos dois campos deve muito a Lehrman, não apenas pela força de seus argumentos, mas também pelo fato de que sua formação no estudo naturalista de pássaros derrubou barreiras do lado dos etólogos, e também a Tinbergen, que com sua mentalidade experimental aliada ao método naturalista estabeleceu os parâmetros para a pesquisa em psicologia comparada. A posição dominante atualmente reconhece as predisposições biológicas, presentes em todos os indivíduos, e sua modulação pelo ambiente, resultado de um sistema nervoso fundamentalmente plástico. Embora o debate natureza/criação ainda perdure em alguns redutos, na grande maioria das áreas há um entendimento de que não é possível falar em determinação genética ou ambiental

[15] Comportamento caracterizado como de evitação de um estímulo aversivo pela apresentação de um comportamento que adia ou elimina tal estímulo.

desvinculadas uma da outra. A interação entre elas é que define a individualidade e as diferenças individuais, mantendo, não obstante, um padrão específico que define a pertinência taxonômica do indivíduo.

DESENVOLVIMENTOS ATUAIS

Na segunda metade do século XX novos conceitos foram propostos para explicar a evolução do comportamento, entre eles a **seleção de parentesco**[16], a **aptidão abrangente**[17] e a **teoria dos jogos**[18]**,** lançando os fundamentos do chamado neo-darwinismo. Esses conceitos ampliaram o âmbito da explicação evolucionista e deram origem a duas novas áreas: a ecologia comportamental, mais ligada à biologia e herdeira direta da etologia de Tinbergen; e a psicologia evolucionista, uma combinação da biologia evolutiva e da psicologia cognitiva. Essa abordagem propõe o estudo da "mente humana adaptada" (Barkow *et al.*, 1992) e tem sido igualmente criticada e festejada. Essa disciplina é ainda muito jovem para que possa ser adequadamente avaliada, mas seu impacto não pode ser ignorado (Boyer & Heckhausen, 2002). A psicologia evolucionista e a ecologia comportamental são disciplinas muito próximas, e há um fluxo de informações entre elas, fruto de sua raiz comum.

No Brasil, a etologia e o estudo do comportamento animal têm sua origem na psicologia, mas especificamente no laboratório de Psicologia Animal do Instituto de Psicologia da USP, criado por Walter Hugo de Andrade Cunha, em meados de 1960. Esse laboratório, na realidade um sauveiro instalado de forma meio precária, que por vezes necessitava de uma operação de recuperação de operárias em fuga (Fuchs, 1995), foi a origem dos primeiros pesquisadores na área de comportamento animal e etologia, formados por Cunha. Alguns deles seguiram carreira acadêmica na própria USP, como Ana Maria Almeida de Carvalho, Fernando José Leite Ribeiro, Mário Guidi e César Ades. Cunha e o IPUSP foram, de certa forma, um centro irradiador na formação de novos grupos voltados ao estudo do comportamento animal. Dos grupos que hoje

[16] Seleção de parentesco: processo através do qual características são favorecidas em função de benefícios para a sobrevivência de parentes, descendentes ou não.
[17] Aptidão abrangente: soma da aptidão obtida através da própria reprodução e do esforço empregado na reprodução de parentes não descendentes, como irmãos.
[18] Teoria dos jogos: teoria originalmente desenvolvida por John Nash para aplicação na área de economia e adaptada por John Maynard Smith para analisar custos e benefícios de estratégias comportamentais complexas.

trabalham nessa área, a maior parte tem uma ligação com aquela instituição, embora vários tenham incorporados, em sua origem ou posteriormente, profissionais formados em outras instituições e no exterior. Alguns desses grupos estão localizados na Universidade Federal do Rio Grande do Norte, na Universidade Católica de Goiás, na Universidade Federal do Pará e na Universidade Federal de Santa Catarina. A nova área de psicologia evolucionista é incipiente no país, com alguns poucos pesquisadores espalhados em algumas instituições, mas há um grande interesse entre alunos e profissionais, prevendo seu crescimento. A aprovaçãoo em 2005 de um projeto do Instituto do Milênio em Psicologia Evolucionista deu grande visibilidade a área, tanto nacional como internacionalmente, e permitiu a formação de mestres e doutores que representam o futuro do estudo da psicologia humana do ponto de vista evolutivo.

É importante destacar que esta é uma área, por definição, multidisciplinar. Isso implica o envolvimento de profissionais de diferentes formações, e a utilização de conceitos da biologia, da psicologia, das neurociências, da genética e da antropologia, entre outras. Essa integração de conceitos de diferentes disciplinas amplia o escopo da explicação do comportamento, permitindo uma visão mais ampla e integrada. Essa visão tem ocupado um espaço crescente recentemente nas várias áreas de conhecimento já citadas, mas também em outras que utilizavam tradicionalmente explicações evolucionistas, como é o caso da medicina.

O crescimento do interesse no estudo do comportamento animal, aqui incluindo nosso espécie, reflete exatamente o aumento do interesse e da influência da teoria da evolução não apenas nas ciências mas também na vida prática. Rose (1998) ressalta a utilização de conceitos evolucionistas: a. na agricultura e pecuária, através do desenvolvimento de novas variedade de alimentos e da seleção artificial de animais visando a otimização da produção de alimentos; b. na conservação da natureza e dos animais, através da compreensão das adaptações que permitem a reintrodução de animais ao ambiente natural e a recuperação de áreas devastadas; c. na medicina, como no desenvolvimento de novos procedimentos para prevenir a resistência a antibióticos (Bergstrom et al. 2004); e, d. na sociedade, através da compreensão dos mecanismos evolutivos que promovem comportamentos como a religiosidade, a moralidade ou a discriminação (Yamamoto & Lopes 2009, Yamamoto et al. 2009a,b).

A idéia de Darwin já foi considerada perigosa, capaz de sacudir os alicerces da sociedade. Também já foi condenada ao esquecimento por um breve período histórico. Dennet (1996) recupera essas idéias e reafirma que a proposta de Darwin é de

fato perigosa, pois ela nos força a reconsiderar nossas crenças anteriores e vários dos conceitos tradicionais da sociologia e da filosofia. Certamente, a teoria da evolução mudou a biologia e a psicologia, mudou também as perguntas e o conteúdo da pesquisa científica em várias áreas do conhecimento e, mais importante, nos esclareceu sobre nossas origens e nossa natureza. O estudo do comportamento animal do ponto de vista evolutivo é um pujante desdobramento da teoria da evolução, que muito vem contribuindo para essa compreensão.

REFERÊNCIAS

Alcock J. 2003. A textbook history of animal behaviour. *Animal Behaviour* 65: 3-10.

Balon EK. 2000. Defending fishes against recreational fishing: an old problem to be solved in the new millennium. *Environmental Biology of Fishes* 57: 1-8.

Barkow JH, Cosmides L, Tooby J. 1992. *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*. Oxford: Oxford University Press.

Bergstrom CT, Lo M, Lipsitch M. 2004 Ecological theory suggests that antimicrobial cycling will not reduce antimicrobial resistance in hospitals. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 101: 13285–90.

Boyer P, Heckhausen J. 2002. Introductory notes. *American Behavioral Scientist* 43: 917-25.

Breland K, Breland M. 1961. The misbehavior of organisms. *American Psychologist* 16: 681-4.

Chandroo KP, Duncan IJH, Moccia RD. 2004. Can fish suffer? Perspectives on sentience, pain, fear and stress. *Applied Animal Behaviour Science* 86: 225–50.

Darwin CR. 1859/1981. *A Origem das Espécies*. São Paulo: Hemus

Darwin CR. 1873/2000. *A Expressão das Emoções no Homem e nos Animais*. São Paulo: Companhia das Letras.

Dennet D. 1996. *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*. New York: Touchstone.

De Waal FBM. 2001. *The Ape and the Sushi Master: Cultural Reflections of a Primatologist*. New York: Basic Books.

Desmond A, Moore J. 2000. *Darwin: A Vida de um Evolucionista Atormentado*. São Paulo: Editorial.

Fuchs H. 1995. Psicologia animal no Brasil: o fundador e a fundação. *Psicologia USP* 6: 15-42.

Futuyma DJ. 1992. *Biologia Evolutiva*. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética.

Goodenough J, McGuire B, Wallace R. 1993. *Perspective on Animal Behaviour*. New York: John Wiley & Sons.

Gould SJ. 1977. *Darwin e os Grandes Enigmas da Vida*. São Paulo: Martins Fontes.

Lehrman D. 1953. A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *Quarterly Review of Biology* 28: 337-63.

Richards G. 2002. *Putting Psychology in its Place: A Critical Historical Overview*. Sussex: Routledge.

Rose MR. 1998. *Darwin's Spectre: Evolutionary Biology in the Modern World.* Princeton: Princeton University Press.

Sneddon LU. 2003. The evidence for pain in fish: the use of morphine as an analgesic. *Applied Animal Behaviour Science* 83: 153-62.

Sneddon LU. 2004. Evolution of nociception in vertebrates: comparative analysis of lower vertebrates. *Brain Research Reviews* 46: 123-30.

Sneddon LU, Braithwaite VA, Gentle MJ. 2003a. Do fishes have nociceptors? Evidence for the evolution of a vertebrate sensory system. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 1115-21.

Sneddon LU, Braithwaite VA, Gentle MJ. 2003b. Novel Object Test: Examining Nociception and Fear in the Rainbow Trout. *The Journal of Pain* 4(8): 431-40.

Volpato GL. 2000. Pesque e solte: uma análise crítica. *Plural* 1: 9-20.

Yamamoto ME, Lopes FA. 2009. Coalizões e etnocentrismo: o ponto de vista da teoria evolucionista. *Oecologia Brasiliensis* 13: 201-8.

Yamamoto ME, Alencar AI, Lacerda ALR. 2009a. Comportamento moral, ou como a cooperação pode trabalhar a favor de nossos genes egoístas. PP. 133-43. *In* Otta E & Yamamoto ME (eds.) *Psicologia Evolucionista*. São Paulo: Guanabara-Koogan.

Yamamoto ME, Leitão M, Castelo Branco R, Lopes FA. 2009b. Religious behavior and cooperation. pp. 219-40. In Feierman J (ed.) *The Biology of Religious Behavior: The Evolutionary Origins of Faith and Religions*. Westport: Praeger.

Capítulo 2

CIÊNCIA E COMPORTAMENTO ANIMAL

Gilson Luiz Volpato

volpgil@gmail.com

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Caunesp

Universidade Estadual Paulista, UNESP, Botucatu, SP, Brasil

A CIÊNCIA

O comportamento animal fascina muitas pessoas. É um objeto de estudo muito visível e que faz parte do mundo de qualquer um, levando a indagações e tentativas de respostas desde bem cedo da formação infantil. Além desse caráter de curiosidade, o comportamento animal é assunto de interesse científico, onde se procura entender sua forma, suas causas e conseqüências. Neste capítulo discorro sobre as bases mais gerais da ciência, procurando mostrar o que é "fazer ciência do comportamento animal". Para isso, recorro várias vezes às minhas próprias publicações nas áreas de Metodologia e Redação Científica, onde procuro analisar as questões mais gerais do prisma particular de quem exerce a prática da investigação científica. Utilizo também algumas das pesquisas desenvolvidas em meus laboratórios, buscando com isso mostrar que os pontos de vista aqui apresentados são, antes de tudo, partes integrantes da vida cotidiana de um cientista comum, mais do que exceções presentes apenas nas obras clássicas da história da ciência. Evidentemente, autores e obras clássicas não foram desprezados, mas reduzidos ao mínimo essencial.

Embora a compreensão do comportamento animal contemple uma série de abordagens, a mais freqüente é a científica, que procura entender as leis do comportamento animal a partir da observação de fatos considerados, até certo ponto, "concretos". Ou seja, cada explicação que se dá ou cada lei que se enuncia deve estar baseada em evidências que podem, de certa forma, ser consideradas de aceitação universal. Se quisermos relacionar o estudo do comportamento animal com a ciência, necessariamente temos que entender o que é ciência.

Essa necessidade de contrapor as idéias com constatações empíricas (dados concretos do mundo real) é uma característica da Ciência Moderna e que tem sido o principal responsável pelo seu desenvolvimento. Enquanto na abordagem filosófica sejam aceitas conclusões apenas pela coerência interna do discurso, sem incluir necessariamente evidências factuais, na científica é necessário que as conclusões possuam uma base empírica (no sentido de "fato", "concreto", "algo observável") (Russel 1977). Assim, o cientista não pode simplesmente dizer que acha que tal coisa seja de determinada forma. É necessário mostrar "fatos" (evidências) que sustentam essa afirmação. É a tal da história do "matar a cobra e mostrar o pau". Embora essa abordagem seja passível de crítica, pois nem todo o universo necessita se acomodar a

esse pressuposto, a prática da ciência tem mostrado vantagens interessantes desse método.

A tecnologia é um dos ramos do saber humano que muito se vale desse viés científico. Quando ligamos um interruptor e a lâmpada acende, percebemos que algo de correto deve haver nas teorias elétricas pressupostas nesse sistema. Da mesma forma, quando viajamos de avião e temos a grata percepção de que ele não caiu, percebemos também que algo de correto deve haver nas muitas teorias pressupostas na aviação. É essa confrontação entre o teórico e o concreto, o prático, o observável (mesmo que em escala diminuta) que dá ao conhecimento científico um *status* diferente e que permite que tecnologias funcionem. Aliás, dentro das abordagens humanas (ciência, filosofia, religião, arte e loucura – vide Volpato 2007b), a ciência é a única que fornece sobremaneira conhecimento que gera tecnologia. Nesses quase 400 anos da utilização desse viés do método científico, o desenvolvimento tecnológico foi imenso e isso não foi ao acaso. A consistência que esse método dá aos conhecimentos gerais elaborados é bastante razoável, embora saibamos que método algum garantirá a verdade de qualquer enunciado teórico (Feyerabend 1996).

Outro aspecto interessante da atividade científica é que se baseia geralmente em constatações de casos passados para aventar idéias sobre casos futuros. Esse processo de generalização é conhecido como indução[19], no qual se parte de observação de casos particulares para se generalizar sobre um todo maior, gerando uma conclusão probabilística. Por exemplo, você observa uma amostra de ratos e conclui sobre a

[19] Esse tipo de indução tem sido fortemente criticado por Sir Karl Popper e seus seguidores (vide Popper 1972 e Lakatos & Musgrave 1979). Segundo esse pensamento, nem a observação de todos os casos passados garante que os casos futuros sejam como foi no passado. Eles dizem que há apenas uma expectativa de que seja assim, de forma que a confiabilidade da conclusão é apenas psicológica. De fato, esse parece ser o caso, mas é assim que grande parte da ciência tem funcionado há séculos. Mesmo com esse caráter provisório, o estudo científico tem trazido seus frutos e permitido gerar tecnologia aceitável e confiável. Portanto, mesmo reconhecendo as razões lógicas dessa crítica, na prática da pesquisa científica, a indução ainda é usada. Logicamente, a questão é um pouco mais profunda. Popper não apenas diz que ela é falha (e diz textualmente isso), mas diz que não existe. Como algo que não existe pode ser falho? Evidentemente, aqui há uma mistura entre a teoria e a prática. Popper diz que toda observação parte de uma teoria e, portanto, não há indução a partir da observação. Mas reconhece que a indução feita por vários cientistas é uma expectativa psicológica. Eu particularmente acho que a indução existe e é útil na pesquisa. Observem que a constatação de um caso inusitado (por exemplo, a ocorrência de canibalismo num grupo de animais) durante uma sessão de observações pode levar o pesquisador ao *insight* de uma nova conclusão, o que fica difícil de ser atribuído senão a um processo de indução. Nesse caso é difícil admitir que essa observação estivesse contaminada com teoria que levou à conclusão.

população dessa espécie. Nessa conclusão você deu um salto de uma amostra para um grupo maior. Essa amostra é limitada e pertence ao passado (você já observou), mas sua conclusão é válida para a espécie, que pertence ao passado, presente e futuro. Ou seja, na ciência ninguém descreve o comportamento de alguns animais por causa desses animais, mas sim para entender as leis do comportamento aplicáveis a grupos maiores (por ex., uma população ou uma espécie).

TIPOS DE ESTUDO

Na busca por uma ciência do comportamento animal, o cientista precisa mais do que conhecer os comportamentos. Tem que saber o que significa fazer ciência e como construí-la. A seguir descrevo os principais tipos de pesquisa científica: o que descreve situações e o que testa hipóteses. Ambos são necessários e importantes para a ciência. Mas envolvem propostas e métodos diferentes. Mostro a contribuição de cada um na construção da rede de conhecimentos científicos sobre o comportamento animal. Ressalto que os dados coletados nada significam, a menos que o cientista lhes dê sentido e faça que esse sentido seja aceito pela comunidade científica. Assim, fazer ciência do comportamento é contar histórias, mostrar um discurso coerente e embasado em fatos acerca do comportamento dos animais. É mais que relatar um caso; é buscar as generalizações (as leis) subjacentes aos casos observados. É essa preocupação que separa o pesquisador do cientista. Enquanto o primeiro pesquisa e "levanta" informações, o segundo as entende e, com isso, compreende parte da natureza biológica.

Estudos Descritivos: a Morfologia do Comportamento

Muitos iniciantes no estudo do comportamento animal se deslumbram pela morfologia dos comportamentos. Querem saber o repertório comportamental de determinada espécie (geralmente se empolgam com um tipo de animal). Desse desejo, partem inevitavelmente para descrições pormenorizadas desses comportamentos, coletando dados em várias situações, muitas vezes preferindo as observações em condições de natureza. Descrevem detalhadamente os comportamentos que observam (mesmo que com auxílio de filmagens).

Essa é geralmente a primeira etapa do estudo do comportamento. Conhecer os padrões motores do comportamento de escavar de um cachorro, ou a dança nupcial de

um peixe, ou ainda o comportamento de ingestão de água de uma ave, é similar ao se conhecer a estrutura de um órgão ou a taxa de incidência de uma doença numa população. Você apenas descreve o que vê, mas precisa estar certo da validade dessa descrição.

Por serem estudos descritivos de uma situação, não há necessidade do cientista elaborar hipóteses *a priori*. Ele pode simplesmente observar e concluir. Nesse caso, prever antecipadamente o que será visto de nada adianta. Por exemplo, podemos imaginar que o comportamento a ser observado terá três itens comportamentais, exibidos numa determinada seqüência, sendo o primeiro item o mais freqüente. Essa elucubração teórica de nada adianta frente às observações que você faz, pois seus dados coletados não apenas testam essa idéia, mas também já fornecem a resposta a ser aceita. O que guia a metodologia a ser empregada é a pergunta e não a hipótese. Além disso, se tal hipótese é derrubada, temos a conclusão do estudo, que decorre da descrição que testou a própria hipótese. Por essa razão, é imperativo que os estudos descritivos que buscam caracterizar um comportamento não usem o recurso metodológico de elaboração de hipóteses, pois elas de nada adiantam nesse caso.

O fato desses estudos não necessitarem de hipóteses não implica que sejam simples, pois podem evoluir para a construção de conhecimento científico (generalizações). Envolvem planejamento e cuidado com detalhes que, do contrário, comprometeriam toda a validade das descrições realizadas. Por exemplo, imaginemos que você descreveu o comportamento de um indivíduo de certa espécie de pássaro. Por mais detalhada que essa descrição tenha sido feita, ela vale para aquele indivíduo. Saber o quanto o comportamento desse indivíduo representa o comportamento das outras aves dessa espécie é outra questão. Todos nós sabemos que certas aves migram. O comportamento típico dessas espécies inclui a migração em certas condições. Nessas populações, cada indivíduo se comporta de uma mesma forma quanto a essa característica, mesmo que possam existir exceções. Portanto, enquanto descrevemos o comportamento de um animal, estamos procurando caracterizar o comportamento de um grupo maior. Essa caracterização tem sentido para a ciência. Conhecer que a cachorrinha “hag” descansa todos os dias no período da tarde sobre determinado sofá pode ser de relevância para seu dono; mas só será de interesse aquilo que representar algo válido para um grupo maior de cachorros. Isso é razoável, pois certamente a cachorrinha “hag” morrerá algum dia e, com ela, esse conhecimento que só tinha significado em relação a ela. Mas o conhecimento gerado e relativo ao grupo maior (por

ex., a raça) permanecerá válido até que seja negado. Portanto, os estudos que buscam descrever o comportamento dos animais, pelo simples prazer de descrevê-los, no contexto científico são válidos apenas se fornecem generalizações sobre a população, a espécie, o gênero etc. Isso é parte da ciência do comportamento animal.

A próxima questão é saber o quanto o comportamento de um indivíduo pode representar um grupo maior. Evidentemente, estamos falando de amostragem, mas tudo depende do estágio de conhecimento em cada caso específico. Se tivermos apenas um relato do comportamento de alimentação de um exemplar do pássaro amazônico uirapuru, que sabemos ser raramente encontrado, não podemos descartar essa informação simplesmente porque foi feita em um único exemplar. Enquanto não tivermos mais dados, nossas conclusões devem ser baseadas nesse relato. Logicamente, teremos a cautela suficiente para não imaginarmos que todos os uirapurus necessariamente se comportarão da mesma forma que o caso observado... mas, se tivermos que apostar, certamente apostaremos com base no caso observado[20]. Da mesma forma, casos assim raros são raros!

Evidentemente, na maioria dos estudos descritivos do comportamento animal o cientista tem meios para planejar sua coleta de dados. Ele planeja a forma como vai escolher os indivíduos para observar (amostragem), de forma que representem adequadamente a população à qual quer se referir. Por exemplo, se essa população possuir uma proporção sexual de 1:1, então sua amostra deverá manter uma relação igual ou bem próxima a essa. Caso contrário, o comportamento de um dos sexos estará prevalecendo, causando um viés no estudo. Da mesma forma, se quisermos conhecer o que os universitários brasileiros pensam do atual governo federal, teremos que fazer essa pergunta a universitários de várias instituições, incluindo públicas e privadas, turmas do noturno e do diurno, escolas das várias regiões do país, vários cursos etc., de forma que a amostra investigada represente de forma adequada o perfil da população para a qual será direcionada a conclusão.

Com os cuidados metodológicos necessários, o cientista estará em condições de concluir para um grupo maior a partir das observações pontuais que fez. Assim, se descrevemos um etograma para determinada espécie, estamos na realidade procurando descrever o conjunto de padrões comportamentais de um grupo (população, espécie).

[20] Veja aqui a forte influência da base empírica (observada) na aceitação da conclusão. Para o cientista é melhor se basear nessa observação do que em racionalizações teóricas sem contraposição com evidências "concretas".

Lembre-se que para fazermos ciência precisamos ir além dos dados coletados, fazendo inferências sobre um todo bem maior; no caso, uma população ou espécie.

Teresa & Gonçalves-de-Freitas (2003) descreveram o comportamento agonístico do ciclídeo *Geophagus surinamensis*, um peixe amazônico, mostrando os tipos de comportamento que ocorrem nas confrontações intraespecíficas. Eles mostraram que os comportamentos descritos são iguais aos relatados para outras espécies de ciclídeos, indicando aí uma generalização. Mas vão além, porque observam que um dos comportamentos descritos não foi ainda relatado nessa família (Cichlidae). Trata-se de um comportamento em que o animal ataca o oponente com uma mordida na parte lateral do corpo e, em seguida, passa acima ou abaixo desse peixe e deflagra mordida no outro lado do corpo. Ao considerarem isso um padrão diferente e concluírem que não foi relatado em outros ciclídeos, estão construindo generalizações para além da amostra observada.

Do contado com vários estudantes do comportamento animal, tenho percebido que os estudos descritivos do comportamento têm sido relegados a um segundo plano. Isso não deve ocorrer, pois é como qualquer outro estudo na ciência. Parte de evidências pontuais (os casos observados), chegando a generalizações. Esse processo é exatamente o mesmo que ocorre nos outros estudos que serão discutidos à frente. A única diferença é que a elaboração metodológica pode ser, muitas vezes, mais simples, onde o cuidado principal está na amostragem e nas técnicas de observação. Mas essa é principalmente uma diferença de aparato, mais do que de método de estudo ou qualidade da conclusão.

Testes de Hipótese: Investigação das Relações entre Variáveis

Uma outra categoria de estudos procura responder perguntas sobre causas e condições nas quais os comportamentos ocorrem. O cientista na área biológica está envolto em um conjunto de variáveis, que podem ser: temperatura ambiental, canibalismo, fase do ciclo circadiano, níveis hormonais, ingestão de alimentos, qualidade da água, velocidade do vento etc. Embora essas variáveis possam ser agrupadas considerando-se as bióticas (canibalismo, níveis hormonais, ingestão de alimentos) e as abióticas (temperatura ambiental, fase do ciclo circadiano, qualidade da água e velocidade do vento), essa divisão tem pouco sentido num panorama mais geral da metodologia científica. O que importa são as relações lógicas que se supõe entre

elas, pois são essas relações que direcionam todo o trabalho científico, da pesquisa à publicação. Há apenas dois tipos fundamentais de associação entre as variáveis que são investigadas pelo cientista: associação sem interferência de uma variável sobre a(s) outra(s) e associação com interferência entre elas (Volpato 2007a, 2007b, 2010a,b, 2011).

Nos estudos de *associação*, o cientista procura saber se o comportamento de uma variável pode ser explicado por meio do comportamento da outra variável. Por exemplo: o aumento do número de igrejas numa cidade pode ser um indicador de aumento do consumo de combustível na população? Ao que me consta, espera-se que não sejam as igrejas que estejam fomentando o uso de carros. E o uso de carros... estaria incentivando os atos religiosos? O mais provável é que algum outro fator esteja aumentando tanto o número de igrejas quanto o consumo de combustível. Nesta última possibilidade, não existe qualquer associação de interferência entre as variáveis investigadas (igrejas e consumo de combustível), sendo a relação entre elas explicada pela existência de algum outro fator que as sincroniza. No caso, esse fator sincronizador poderia ser o aumento da população. Aumenta-se a população, eleva-se o número de fiéis potenciais, com incremento do número de igrejas para atendê-los. Da mesma forma, aumenta-se o número de pessoas com carros, o que leva ao aumento do consumo de combustível. Em outro exemplo, podemos associar o período de maior atividade de uma espécie de caranguejo de mangue com a maior atividade de determinada espécie de peixe desse local. No entanto, essas espécies podem não interagir entre si e a sincronia precisa ser explicada de outra forma. Por exemplo, pela interferência de algum temporizador interno (relógio biológico) presente nas duas espécies e sincronizado com os movimentos de maré.

No outro caso de relação temos a associação com interferência entre as variáveis, onde o comportamento de uma variável claramente interfere com o comportamento da outra. Neste caso faz sentido classificar o conjunto de variáveis em independentes (as que interferem) e dependentes (as que são os efeitos). Essa classificação é natural, pois descreve uma ocorrência natural de uma causa levando a algum efeito, ao contrário da classificação entre variáveis bióticas e abióticas descritas mais acima. Por exemplo, o metabolismo de um animal aquático pode interferir na qualidade da água; mas a qualidade da água também pode interferir no metabolismo desses animais. Nesse caso, o sentido dessa relação entre “fator interferente” e “efeito” (quem é causa e quem é efeito) será dado pelo interesse do cientista, dentro de sua pesquisa. Assim, se for

interessante a ele investigar como os peixes podem poluir certo ambiente, tratará o metabolismo desses animais como variável independente (causa) e a qualidade da água como variável dependente (efeito).

Um princípio importante a ser ressaltado nessa problemática é que se houver relação de interferência, haverá associação entre as variáveis. Porém, fica claro que a ocorrência de associação não demonstra existência ou não de interferência entre elas, mas sua inexistência permite concluir que a interferência não ocorra. (vide Volpato 2010a,b, 2011). Observem ainda que muitos estudos na natureza se valem de análises de associação para discutirem interferências. Nesses casos, dados adicionais devem ser adicionados da literatura para se melhor embasar a relação suposta.

Essas duas relações, com ou sem interferência, são as de maior interesse na pesquisa biológica. Evidentemente, podemos subdividi-las em outras categorias, mas de interesse para o norteamento da pesquisa e da construção do texto científico são essas duas categorias (Volpato 2010a,b, 2011).

Então, parte do estudo do comportamento animal será direcionada para o entendimento das relações entre variáveis, sejam elas quais forem. Observem que aqui o cientista não está preocupado em descrever as variáveis (como no primeiro caso discutido), mas sim em entender como se relacionam com outra(s) variável(eis). O conhecimento gerado será a relação entre elas. Obviamente, nesses estudos muitas vezes o cientista terá que descrever algumas variáveis, mas essa será apenas uma etapa intermediária para seu objetivo maior. Por exemplo, se o interesse for conhecer se doses subletais de determinado inseticida podem afetar o comportamento de determinada espécie, a pesquisa se concentrará em descrever o comportamento dessa espécie em condições sem o inseticida para comparar com descrições desse comportamento em situações de contaminação com diferentes doses do inseticida considerado. Caso as outras condições potencialmente interferentes (por ex., tamanho dos animais, temperatura ambiente, estresse etc.) sejam consideradas similares entre os grupos a serem comparados, as variações nos padrões de comportamento entre esses grupos serão atribuídas ao agente interferente “inseticida”. Nesse caso, o estudo envolveu a descrição do comportamento, mas o objetivo ultrapassava essa constatação, pois envolvia compará-las para se decidir se o inseticida altera esse comportamento. Ou seja, descrições sempre ocorrerão, mas o estudo pode ser muito diferente dependendo do objetivo do cientista (descrever para generalizar para um grupo maior ou descrever para testar relação entre variáveis).

Embora eu tenha enfatizado as causas mais próximas do comportamento, aquelas que estão presentes durante a fase de vida desses animais (vide capítulo 1), há delineamentos experimentais que permitem avaliar as causas últimas do comportamento, como elegantemente detalhado em Dawkins (1995). No primeiro capitulo desse livro, Dawkins mostra quatro estratégias para investigar as interferências do processo evolutivo no comportamento animal, de forma que se possa entender um dos "por quês" do comportamento. Mas mesmo nesses casos, estamos tratando de relações de interferência. Portanto, não importa o quanto o agente interferente esteja distante, mas sim o fato de ser uma interferência.

Embora eu tenha enfatizado a construção científica de generalizações a partir de observação de fatos (processo de indução), o método dedutivo é igualmente válido. O cientista elabora hipóteses e deduz delas predições, que são expectativas que devem ocorrer caso a hipótese esteja correta. Ou seja, a hipótese (idéia) vem antes da coleta de dados. Por exemplo:

Hipótese: no pintado, *Pseudoplatystoma corruscans*, a comunicação química é uma modalidade sensorial usada na comunicação intraespecífica de estados de alerta.

Predição: exemplares de pintado recebendo água de coespecíficos em condição de alerta reagirão com resposta de alerta.

A partir daí, o cientista usa uma estratégia experimental para avaliar se nas condições preconizadas a predição ocorre. Caso ocorra, terá corroborado sua hipótese (mas nunca confirmado, pois sempre dependerá de algum dado futuro – vide Popper 1972). Se não ocorrer, certamente terá falseado a hipótese.

COMPORTAMENTO E CIÊNCIA

Nos casos descritos acima, que englobam todos os casos presentes na ciência empírica, houve a preocupação do cientista em usar fatos observáveis para elaborar generalizações que dizem respeito a casos ainda não observados. Mas ele aceita essas generalizações apenas porque possuem essa base factual, como preconizado pela ciência empírica. Embora essa seja a temática principal no estudo do comportamento, há fortes influências da abordagem filosófica em alguns setores que não podem ser desconsideradas. Nesses casos, os estudos baseiam-se em discursos coerentes sobre uma realidade, sem a preocupação de testar empiricamente o que se diz, mas apenas

mostrar que as afirmações são logicamente válidas. Nesse discurso filosófico os textos têm geralmente a seguinte forma: introdução, desenvolvimento e conclusão. Observe que no caso do discurso científico, é fundamental que o "desenvolvimento" inclua "métodos" e "resultados".

Não se pode dizer que uma dessas abordagens seja mais verdadeira que a outra, pois ambas produzem conhecimento provisório (característica que distingue essas duas abordagens em relação à Religião – Volpato 2007). Porém, no momento da publicação, há revistas com maior tendência para um ou outro lado, o que pode ser elemento importante na aceitação ou negação de seu estudo.

Embora o cientista busque sempre elaborar generalizações com suporte no "observável", há muitas questões que ainda não podem ser tratadas dessa forma. Por exemplo, em muitas teorias sobre as relações cérebro-mente, bem como em discussões sobre a filogenia do comportamento, encontrar correlatos factuais não é simples. Nesses casos, onde faltam essas observações, a abordagem filosófica floresce mais e tem certa aceitação no meio científico. No entanto, quando os dados estão presentes, o cientista rejeita as especulações filosóficas mostrando que tais enunciados já foram, ou podem ser, testados empiricamente. Um uso concomitante de uma análise puramente lógica e a contraposição com evidências podem ser vista na minha crítica à busca de evidências concretas para a senciência (consciência de certos estados básicos emocionais) nos animais não humanos (Volpato et al. 2007), um requisito para se considerar um animal digno de bons tratos.

Para que uma ciência do comportamento seja construída, é necessário que o cientista elabore generalizações que expliquem os comportamentos. Várias delas foram descritas e são aceitas até o momento.

Por exemplo, a tilápia-do-Nilo reage a estressores como outros vertebrados, mostrando a característica resposta de elevação do cortisol plasmático, um hormônio produzido pelas células interrenais (Barcellos *et al*. 1999). Essa resposta dura cerca de 3 a 4 h e depois os níveis de cortisol voltam aos valores basais. Isso tem sido extensivamente mostrado em outros peixes submetidos a vários tipos de estressores físicos. Em um de nossos estudos, procuramos saber se a simples lembrança de uma condição estressora vivida podia ser suficientemente potente para deflagrar essa resposta hormonal (Moreira e Volpato 2004). Para isso, durante 9 dias consecutivos submetemos tilápias a estressor de confinamento (1h dia^{-1}), que era oferecido sempre imediatamente após o acender de uma luz. Após esse período, constatamos no décimo

dia que apenas o acender da luz era suficiente para que as tilápias elevassem o cortisol a níveis iguais ao de um animal estressado. Grupos controles mostraram que apenas a luz era insuficiente para desencadear essa resposta hormonal e que no décimo dia os níveis de cortisol estavam baixos antes de se impor o estressor. Portanto, fica evidente que a luz só provocou a elevação hormonal porque houve uma associação do estímulo luz com a presença do estressor (confinamento). Esse caso relata um fenômeno, mas na realidade expressa uma generalização já bem conhecida na ciência do comportamento. Trata-se do condicionamento, um dos tipos de aprendizagem. Uns meses depois, o alcance dessa generalização foi aumentado quando Moreira *et al*. (2004) repetiram esse experimento na truta arco-íris, constatando sua ocorrência em outra espécie. Vários outros estudos têm trabalhado mostrando a ocorrência desse tipo de condicionamento. Varia-se o estímulo (luz, campainha, batida, toque, cheiro etc.) e a resposta do animal (estresse, alimentação, ingestão de água, busca por abrigo, fuga de estímulo aversivo etc.), mas o processo continua ocorrendo. Criar tais generalizações é fazer ciência do comportamento. Na verdade, essa generalização foi proposta por Ivan Petrovich Pavlov, fisiologista russo nascido em 1849 na cidade de Ryazan. Ele estudou a resposta de salivação em cães, observando que era emitida quando um estímulo alimentar (pó de carne) era oferecido nas papilas gustativas (língua) desses animais, mas não quando o cão ouvia o som de uma campainha. Porém, demonstrou que o som da campainha desencadeava a salivação caso esse som tivesse sido anteriormente associado ao estímulo alimentar por certo número de vezes. Mas vejam que ele não se limitou a dizer apenas que isso ocorria naqueles animais. Ele avançou e conseguiu abstrair generalizações que podiam ser sustentada pelos dados de seus experimentos. Definiu uma das leis do comportamento, que é o condicionamento clássico (ou condicionamento Pavloviano). Chegou, inclusive, a propor, em 1903, no 14º Congresso Médico Internacional de Madrid, que isso representava um fenômeno psicológico elementar. Isso numa época em que a dicotomia cartesiana dividia drasticamente os animais irracionais do racional (homem). Seus estudos sobre o condicionamento lhe renderam o prêmio Nobel em 1904 e o assento na Academia Russa de Ciências no ano de 1907. Esse fisiologista fez ciência do comportamento.

Por coincidência, no ano em que Pavlov recebia o prêmio Nobel nascia Burrhus Frederic Skinner, na cidade de Susquehanna nos Estados Unidos. Skinner iria, mais tarde, formalizar outra generalização pela qual ocorre aprendizado, consumando assim as duas principais formas de condicionamento. Em seus estudos, generalizou que os

animais tendem a aumentar a freqüência de comportamentos que tenham sido seguidos de reforço positivo (algo agradável) ou negativo (remoção de algo desagrável), reduzindo a frequência (mesmo que a zero) se seguido de punição (algo desagradável). Assim, se um animal sedento receber água toda vez que elevar a cabeça, passará a elevá-la toda vez que quiser água. Essa generalização mostra que esse cientista também não se limitou a descrever seus dados, mas procurou encontrar as generalizações que se podia extrair a partir dos comportamentos observados... fazendo ciência!

Muitas outras generalizações existem, umas mais gerais e outras mais restritas. O importante no estudo do comportamento animal é que o cientista não se limite à coleta de dados, mas que procure dar sentido a eles.

O artigo de Kelley *et al*. (1999) é muito interessante e elucida esses aspectos em discussão, além de mostrar que, em algumas áreas (incluindo o comportamento), a qualidade do trabalho não é definida pela complexidade metodológica. Esses autores examinaram o comportamento de corte de machos do peixe *Poecilia reticulata* frente a fêmeas em duas situações básicas: quando o casal se conhecia e quando o macho era pareado com uma fêmea não familiar. A familiaridade foi conseguida em duas condições: quando os peixes eram provenientes de lagoas temporárias (tamanho reduzido), em contraposição aos coletados em rio grande; e quando mantidos em mesmo aquário no laboratório. Esses autores constataram que os machos sempre exibiram maior freqüência de cortejamento reprodutivo para as fêmeas que não lhes eram familiares. Mais ainda, viram que isso só ocorria com os peixes provenientes das lagoas temporárias; os provenientes de outro rio, bem maior e que não forma esse tipo de lagoa, cortejaram indistintamente as fêmeas familiares e as não familiares. Esses foram os dados obtidos e os autores poderiam ter se contentado em dizer que a familiaridade afeta o cortejamento reprodutivo nessa espécie. Já é uma boa conclusão, mas eles foram além. Discutiram os dados mostrando que na natureza deve ser adaptativo aos animais que vivem em ambientes de espaço restrito discriminar as fêmeas com as quais já se reproduziram (familiaridade), preferindo cortejar fêmeas não familiares. Isso favorece o fluxo gênico na população, dando maior variabilidade de formas nas descendências, o que aumenta as chances de sobrevivência da população num ambiente em constante mudança. No caso de machos que vivem em ambientes mais amplos, a probabilidade de encontrarem no cortejamento a mesma fêmea é bem reduzida, não sendo essencial a manutenção de mecanismos sofisticados de reconhecimento individual no grupo. Essas explicações estão dentro de uma teoria mais

geral, segundo a qual um macho poligâmico facilitará a dispersão de seus genes se copular preferencialmente com diferentes fêmeas. Para isso, deve ser capaz de reconhecer fêmeas familiares (com quem já copulou) e fêmeas não familiares, ou possuir padrões comportamentais que aumentem a probabilidade de cópula com fêmeas não familiares. O que Kelley *et al.* (1999) fizeram foi ampliar o alcance dessa generalização, mostrando que ocorre também em peixes. Notem que foi feito ciência a partir das descrições. E é por isso que esse estudo, mesmo sendo metodologicamente simples (contagem do número de cortejamentos), está publicado numa das melhores revistas científicas do mundo, a *Nature*.

Em estudo recente, fizemos a primeira demonstração de que em peixes a lembrança de uma situação estressora provoca elevação dos níveis de cortisol (Moreira & Volpato 2004 – discutido acima). Esse hormônio é característico em várias situações de estresse, mas ainda não havia sido mostrado nesses animais, nem em anfíbios, répteis e aves, que a lembrança de situação estressora experienciada era suficiente para provocar tal elevação hormonal. Considerando a filogenia dos vertebrados, esse dado torna altamente provável que esse efeito ocorra também em espécies dos outros taxa de vertebrados, contribuindo na corroboração de uma generalização até então bem estabelecida em mamíferos. Mesmo sendo um trabalho restrito, a tentativa foi ampliar as generalizações, o que fez com que apresentássemos uma alteração na classificação dos estressores em peixes, distinguindo claramente os três tipos que envolvem contato com o animal (seja físico direto ou por meio de som, visão ou outra modalidade sensorial) desse novo tipo mostrado (evocado pela lembrança, onde o estressor não está, de fato, presente). Essa tentativa mostra uma postura importante no estudo do comportamento, que é a procura por leis e explicações teóricas sobre a conduta dos animais. Mostra ainda que isso ocorre não apenas com as grandes teorias e casos clássicos registrados na literatura, mas que é uma meta possível para generalizações de menor alcance e mais próximas do dia-a-dia do cientista.

A relação entre os dados quantificados e as generalizações teóricas é uma difícil tarefa a ser aprendida pelos cientistas. Digo difícil, pois geralmente é aprendida no árduo vai-e-vem dos manuscritos antes que seja conseguida a publicação (na melhor das hipóteses). Geralmente ocorrem dois casos extremos: ou o cientista tem poucos dados e tenta construir generalizações muito amplas a partir deles, ou apresenta uma série de resultados, sem avançar em conclusões. A tentativa de construir grandes teorias sem a “devida” base empírica é uma forte barreira à publicação, principalmente para os

cientistas brasileiros (de países fora da *main stream*) que procuram colocar seus artigos em periódicos do exterior. Parece que teorias são para os outros... a nós é relegado o papel de coletor de dados. Felizmente isso não é tão rígido e temos vários exemplos na ciência nacional que conseguem ultrapassar com maestria esses obstáculos. Mas particularmente para quem está iniciando a vida de publicações científicas, essa barreira é real. No outro extremo estão aqueles que acham que fazer ciência é coletar uma série de dados. Isso tem sido alegado por alguns editores internacionais como uma das importantes fontes de rejeição de artigos de brasileiros em periódicos estrangeiros de bom impacto internacional (Volpato 2008). Parece contraditório, mas não é. O que existe é um tênue limite definindo até que ponto se pode avançar nas generalizações. Evidentemente, não se pode estabelecer uma relação simples de abrangência da generalização em função do número de dados coletados. Imaginem, por exemplo, quantos dados Charles Darwin deveria ter coletado para "permitir" a imensa generalização que fez ao defender o mecanismo da seleção natural na evolução biológica. Certamente ele possuía muito menos dados dado o alcance dessa teoria. Se pensarmos em Einstein, isso fica ainda mais discrepante, mas certamente a força da evidência empírica foi definitiva para a aceitação de sua teoria da relatividade.

Outra confusão muito comum entre cientistas é a busca incessante pela confirmação das hipóteses. Isso leva os indivíduos a centrarem suas atividades nas pesquisas mais restritas. Vou ilustrar isso por meio de uma problemática que direcionou parte de minhas pesquisas sumarizadas em Volpato & Fernandes (1994).

Uma assertiva bastante geral nos estudos de peixes é que "**o agrupamento reduz o crescimento**". Se ela é correta, espera-se que todos os peixes agrupados cresçam menos, ou a menores taxas, que aqueles em isolamento social. No entanto, observações mais cuidadosas revelam casos em que certos animais do agrupamento crescem menos ou tanto quanto os que estão isolados. Numa análise lógica restrita, a existência desses casos é suficiente para negar a assertiva geral expressa acima. E, de fato, é isso que precisa ser feito. Uma forma seria mudar essa afirmação reescrevendo-a como "**o agrupamento reduz o crescimento médio em peixes**". Evidentemente, isso ocorre, pois a grande maioria dos peixes em agrupamento tem o crescimento reduzido e apenas alguns não são afetados, o que dá uma redução do crescimento médio. Embora tenhamos solucionado a questão, essa não é a postura científica adequada.

A primeira frase se referia a qualquer crescimento e qualquer peixe do agrupamento, mas a segunda afirmação refere-se apenas ao crescimento médio. Isso

significa que o alcance da primeira assertiva era maior que o da segunda. Ou seja, com a "solução" apresentada reduziu-se o alcance da conclusão. Costuma-se dizer que houve uma redução do alcance empírico, no sentido de que o número de casos (empírico) a que se refere a generalização foi reduzido.

A conduta correta nesse caso é reconhecer essa redução do alcance da generalização e buscar outra explicação, mais geral, que englobe tanto a primeira quanto a segunda. No caso, isso foi feito mostrando que a taxa de crescimento nos peixes territoriais está inversamente associada ao grau hierárquico do indivíduo no grupo (Volpato & Fernandes 1994). Com isso, entendemos que o dominante possa crescer a taxas similares às dos isolados, uma vez que usa sua dominância para definir seu espaço individual. Os demais ficam com espaços cada vez mais restritos. Além disso, as diferentes taxas de estresse presentes entre os animais também sesta associada ao grau hierárquico (Fernandes & Volpato, 1993), sendo um fator que pode comprometer o crescimento dos animais.

Caso similar ocorre quando as pesquisas revelam diferenças entre os sexos dos animais estudados. A reação mais imediata dos cientistas é reduzirem a conclusão geral para "... nos machos." ou "... nas fêmeas". É evidente que isso apenas restringe o alcance da generalização, e deve ser aceita mesmo porque parece verdadeira. Mas o problema é achar que, com isso, encerrou-se a problemática. Aí é que está o início do problema, que agora é saber por que nos machos é de uma forma e nas fêmeas é diferente. Quando isso é resolvido, tem-se uma generalização maior que explica tanto os casos dos machos quanto os das fêmeas.

Equívocos como os explicitados acima são muito freqüentes e devem ser cuidadosamente considerados pelos iniciantes em Ciência e, principalmente, pelos orientadores.

A META FINAL NO ESTUDO DO COMPORTAMENTO ANIMAL

Até aqui discorri sobre o que é fazer ciência do comportamento animal; ou seja, a criação de generalizações que caracterizem e expliquem o comportamento dos animais. Porém, esse é apenas o ponto de partida. Há ainda pela frente uma longa e árdua caminhada.

A ciência é uma instituição formada por cientistas. O conhecimento científico é, por natureza, provisório, podendo ser mudado a qualquer momento. Quem determina

isso são os cientistas. São eles que aceitam ou rejeitam as idéias, as generalizações construídas. A ciência não é uma atividade individual, mesmo que cada generalização possa ser construída por uma única pessoa. O conhecimento gerado deve ser apresentado para essa comunidade de cientistas, que aceitarão ou abortarão a idéia. E nesse sistema o processo geralmente é muito árduo.

Tenho defendido a idéia de que para que um conhecimento (generalização) seja considerado científico precisa, além de ser obtido dentro do viés científico, ser aceito por parcela significativa da comunidade científica (Volpato 2008). E, de fato, é assim. Quando fazemos indagações à ciência (representada pelos cientistas), suas respostas serão baseadas nos conhecimentos aceitos no momento. Isso não significa que para cada pergunta haja apenas uma resposta aceita e aprovada. Pode haver controvérsias, mas também há casos de quase unanimidade. Na época de Lamarck, por exemplo, a explicação desse cientista era a aceita para se explicar a variabilidade de formas de organismos vivos existentes na natureza. Mais tarde, passou a prevalecer a explicação de Darwin e hoje aceitamos a idéia Darwiniana com adendos fundamentais, muitos deles oferecidos pelos avanços da genética. Portanto, não basta que façamos nossa pesquisa e que cheguemos a certas conclusões. É necessário que a comunidade científica aceite tais conclusões.

Para que os cientistas possam aceitar as conclusões de algum cientista, devem primeiramente conhecê-las. Para isso, é estritamente necessário que esse trabalho seja publicado. Sem isso, a divulgação da idéia fica restrita ao alcance pessoal do cientista, por meio da comunicação oral. Mas mesmo a publicação do trabalho realizado não é suficiente. Ela deve ser feita em veículo científico respeitado e que consiga atingir toda a comunidade científica de interesse potencial pela generalização apresentada. Somente assim esse trabalho terá chances de ser avaliado. Portanto, a realização da pesquisa é o primeiro passo e a publicação o segundo, mas não o último.

Uma vez que seu estudo tenha sido publicado, resta agora saber seu impacto na comunidade científica. Se ninguém ligou, ficará esquecido e desaparecerá. Óbvio que sua idéia pode ser tão genial que foi ignorada pelo fato de estar muitos anos à frente da comunidade científica dessa área. Mas também pode ter sido ignorada por ser uma idéia equivocada. E só há um jeito de saber: observar os acontecimentos, pois a história mostrará. Mas nem sempre o cientista estará vivo tempo suficiente para conhecer o resultado final. Portanto, achar que todo trabalho ignorado pela comunidade científica

está necessariamente à frente dessa comunidade é mais uma resistência à crítica do que genialidade de pensamento.

O mais corriqueiro na ciência é que o cientista elabore generalizações, publique e, se adequadas, que sejam aceitas pela comunidade científica. Mas como sabemos que foram aceitas? Obviamente, é impossível saber exatamente o que cada cientista daquela especialidade está pensando sobre suas conclusões. Portanto, o que resta de possível é conhecer o uso que a comunidade científica tem feito dessas conclusões.

Na ciência, o conhecimento existente é usado dentro de um discurso para se construir novo conhecimento. Na sociedade não científica, esse conhecimento gera tecnologia e é usado dessa forma. Portanto, restringindo-se à comunidade científica, saberemos que nosso conhecimento foi usado caso seja citado por outros cientistas em seus trabalhos. Na realidade, uma citação pode ser feita para criticar e mostrar discórdia com o trabalho realizado. Porém, essa crítica mostra que o conhecimento foi considerado e a discussão resultante auxilia a ciência. O que não auxilia é quando o conhecimento é ignorado.

Atualmente, as pesquisas sobre as citações que os autores recebem têm sido ampliadas para várias bases de dados, como o *Institute of Scientific Information* – ISI, Scopus e Scielo. Desses, sem dúvida o de maior credibilidade científica internacional ainda é o ISI. Mesmo assim, acredito que o melhor julgamento dos periódicos e dos estudos neles publicados seja feito pela comunidade científica quando usam esses estudos na construção de seus discursos. As bases de dados representam apenas uma restrição prévia aos periódicos, raramente fundada em preceitos científicos. Sobre as questões de publicação científica, veja detalhes em Volpato (2008).

A busca do cientista nas ciências do comportamento, tal qual em outras áreas, é então a construção de conhecimento científico (generalizações) que sejam aceitas pela comunidade científica (ao menos parte dela) e que sejam usadas na construção de novos conhecimentos. Nesse sentido, a preocupação com publicação científica ultrapassa em muito o carreirismo, na qual linhas a mais no currículo já representam um sucesso, adentrando-se na problemática da aceitação. Frente a isso, toda a proposta de redação científica deve ser redirecionada, buscando agora não apenas publicar, mas produzir conclusões com novidades interessantes para sua comunidade, descritas em textos agradáveis e de fácil acesso.

Evidentemente, para que a aceitação ocorra não basta que os passos acima sejam seguidos. A comunidade científica é formada, antes de tudo, por um grupo de pessoas,

com todos os vícios das atividades sociais humanas. Assim, discriminações de várias formas estão presentes e tornam a tarefa da aceitação difícil (vide Gibb 1995), tendo o cientista que se preocupar com essa dinâmica. Caso contrário, ele corre o risco de ver seus trabalhos ignorados pela comunidade científica. Mesmo que isso possa lhe parecer injusto, certamente decorre da inabilidade do cientista que não soube considerar devidamente os meandros dessa comunidade nos aspectos relativos à aceitação de seus trabalhos científicos (vide Volpato 2008).

O Papel das Revistas Científicas para a Ciência do Comportamento Animal

Recentemente, tenho definido o que é uma revista científica internacional. Primeiramente, vamos entender porque é importante a preocupação com o aspecto "internacional". Ideias discutidas num universo restrito, mesmo que restrito a um país (uma cultura), têm maior probabilidade de equívocos do que as discutidas num ambiente mais heterogêneo, representado por cientistas de vários países. Além disso, considere que a publicação científica é uma discussão com o meio acadêmico, envolvendo jargões e preceitos dos cientistas. Uma vez que o conhecimento gerado passe por esse crivo, ao menos seja publicado numa revista de bom nível internacional, então estamos validados para divulgar esse conhecimento para a sociedade não científica. Por exemplo, quando um médico nos receita um medicamento, a adequação daquele medicamento no respectivo quadro foi antes discutida arduamente entre médicos e outros cientistas. Somente após a aceitação é que esse conhecimento passou a ser disseminado para a população não científica. Isso é responsabilidade social.

Nesse quadro, considerando as revistas como elemento de crítica, note que as mais conceituadas são procuradas pelos principais cientistas da área. Assim, publicar nesses veículos significa que nosso artigo ganhou prioridade frente a outros de bom nível (revista internacionais de boa qualidade não publicam apenas o que está correto, mas aquilo que está correto e representa um grande avanço – e isso é relativo ao conjunto de manuscritos analisados).

Agora temos que entender o que é uma revista internacional. Ela é um veículo que divulga conhecimento científico no universo internacional e é acreditada nesse universo. Assim, uma revista internacional deve necessariamente publicar artigos de

cientistas de vários países e ser citada por cientistas de vários países (vide Volpato 2011). Ou seja, não basta estar em inglês, temos que analisar sua abrangência.

A crítica da revista (editores e revisores) aos manuscritos representa ponto importante para o crescimento do artigo. Embora muitos vejam isso com relutância, temos que perceber que os artigos publicados geralmente estão em muito melhor qualidade do que quando o manuscrito foi apresentado pela primeira vez. Assim, encare essa crítica como forma de aprendizado. Mas, um cuidado deve ser tomado.

Se a crítica é correta, aprendemos corretamente; se é equivocada, aprendemos erros. Portanto, não submeta artigos para revistas fracas; priorize as de boa qualidade de sua área, geralmente a de nível internacional como discutido acima. Se você fez ciência do comportamento animal, não importa em que nível esteja (graduação, pós-graduação ou níveis superiores a esse), seu discurso deve ser de interesse para a ciência internacional (ciência nacional é um equívoco!).

Nesse panorama, vemos hoje muitas revistas nacionais brasileiras lutando arduamente para conquistarem uma posição de revista internacional. E como ajudá-las? Considero aqui apenas duas formas. Não ajudaremos enviando a elas nossos artigos mais fracos e à ciência internacional os de melhor qualidade, como geralmente ocorre. Na fase de crescimento do cientista, até próximo à metade de sua carreira profissional, estará lutando para conquistar um lugar ao sol. Nesse cenário, deverá conquistar espaço na ciência internacional e dificilmente publicações mais restritas o ajudarão. Assim, sua forma de ajuda às revistas nacionais é não esquecer a boa ciência que pode haver nelas. Ou seja, quando possível, não relegue os artigos nacionais; cite-os nas suas publicações em periódicos de nível internacional indiscutível, desde que representem adequadamente o que quer mostrar e esteja em idioma internacional (inglês). Em geral o brasileiro cita todo mundo, menos o próprio brasileiro[21]. Quando já tiver alcançado êxito na carreira científica, sendo um cientista reconhecido internacionalmente, então não se esqueça de fornecer alguns de seus bons trabalhos para a revista nacional em ascensão, pois isso a fará ser vista uma vez que cientistas de outros países procurarão suas publicações. Essas são as duas formas genuínas para ajudarmos nossas revistas.

REFERÊNCIAS

[21] Note que quando algum brasileiro é sondado para o prêmio Nobel, chegam cartas à comissão desqualificando esse profissional... e são cartas de brasileiros! Temos que desenvolver uma atitude nacionalista, permeada pela competência.

Barcellos LJG, Nicolaiewsky S, Souza SMG, Lulhier F. 1999. Plasmatic levels of cortisol in the response to acute stress in Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.), previously exposed to chronic stress. *Aquaculture Research* 30: 437–44.

Dawkins MS. 1995. *Unravelling Animal Behaviour*. Harlow: Essex.

Fernandes MO, Volpato GL. 1993. Heterogeneous growth in the Nile tilapia: social stress and carbohydrate metabolism. *Physiology and Behavior* 54(2): 319-323.

Feyerabend PK. 1993. *Against Method*. New York: Verso.

Kelley JL, Graves JA, Magurran AE. 1999. Familiarity breeds contempt in guppies. *Nature* 401: 661-2.

Lakatos I, Musgrave A. 1979. *A Crítica e o Desenvolvimento do Conhecimento*. São Paulo: Edusp.

Moreira PSA, Pulman KGT, Pottinger TG. 2004. Extinction of a conditioned response in rainbow trout selected for high or low responsiveness to stress. *Hormones and Behavior*, 46(4): 450-7.

Moreira PSA, Volpato GL. 2004. Conditioning of stress in the Nile tilapia. *Journal of Fish Biology* 64: 961-9.

Popper KR. 1972. A *Lógica da Pesquisa Científica*. São Paulo: Editora Cultrix.

Russel B. 1977. *História da Filosofia Ocidental*. v. 1. São Paulo: Companhia Editora Nacional.

Teresa FB, Gonçalves-de-Freitas E. 2003. Interação Agonística em *Geophagus surinamensis* (Teleostei, Cichlidae). *Revista de Etologia* 5: 121-6.

Volpato GL. 2007a. *Bases Teóricas para Redação Científica*. Cultura Acadêmica, Scripta: São Paulo, Vinhedo, SP.

Volpato GL. 2007b. *Ciência: da filosofia à publicação*. 5ª ed. Cultura Acadêmica, Scripta: São Paulo,Vinhedo, SP.

Volpato GL. 2008. *Publicação Científica*. Cultura Acadêmica: São Paulo, SP.

Volpato GL. 2010a. *Dicas para Redação Científica*. 3ª ed. Cultura Acadêmica: São Paulo, SP.

Volpato GL. 2010b. *Pérolas da Redação Científica*. 1ª ed. Cultura Acadêmica: São Paulo, SP.

Volpato GL. 2011. *Método Lógico para Redação Científica*. 1ª ed. Best Writing: Botucatu, SP.

Volpato GL, Fernandes MO. 1994. Social control of growth in fish. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 27: 797-810.

Volpato GL, Gonçalves-de-Freitas E, Fernandes-de-Castilho M. 2007. Insights into the concept of fish welfare. *Diseases of Aquatic Organisms* 75: 165-171.

Capítulo 3

MÉTODOS DE ESTUDO DO COMPORTAMENTO ANIMAL

Eliane Gonçalves de Freitas

elianeg@ibilce.unesp.br

Departamento de Zoologia e Botânica, IBILCE, CAUNESP
Universidade Estadual Paulista, UNESP, São José do Rio Preto, SP, Brasil

Silvia Mitiko Nishida

nishida@ibb.unesp.br

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências,
Universidade Estadual Paulista, UNESP, Botucatu, SP, Brasil

COMO INICIAR UM ESTUDO DE COMPORTAMENTO ANIMAL?

Faz parte da condição humana fazer perguntas e procurar respostas. Conforme visto no Capítulo 2, a pesquisa científica começa com a elaboração de perguntas, podendo incluir a elaboração inicial de respostas provisórias (hipóteses). Por exemplo, considere a questão e as respostas provisórias abaixo:

***Pergunta**:* Por que o motor do carro não está funcionando?
Hipótese 1: Porque a acabou a gasolina
Hipótese 2: Porque a bateria está descarregada.

Podemos facilmente testar as duas hipóteses propondo maneiras de investigar qual das duas está correta. Para testar a primeira, basta checar se o tanque de combustível está vazio. Se não, podemos rejeitar a primeira hipótese e partir para a segunda, por exemplo, trocando a bateria velha por uma nova. Se o carro funcionar, podemos concluir que o carro não estava funcionando devido a alguma falha elétrica. Observem que a hipótese direcionou o que observar ou fazer (olhar o tanque ou trocar a bateria), com isso auxiliando na pesquisa sobre a pergunta inicial.

E no caso do estudo do comportamento, como realizamos uma investigação cientifica? Igualmente, devemos formular perguntas. As idéias revolucionárias de Konrad Lorenz sobre bases biológicas do comportamento animal foram experimentalmente demonstradas por Nikolaas Tinbergen. Ambos, junto com Karl Von Frisch (que contribuiu com pesquisas sobre a fisiologia do comportamento), marcaram a fundação de uma nova ciência chamada Etologia e foram laureados com o Prêmio Nobel de Medicina ou Fisiologia em 1973.

Em 1929, Tinbergen estava preparando a sua tese de doutorado e estava fascinado com o comportamento das vespas escavadoras (*Philanthus triagulum*), cujas fêmeas capturavam e transportavam abelhas que serviam de alimento para as larvas que eram criadas em ninhos subterrâneos. Todas as vezes que a vespa deixava o ninho, ela fechava a entrada e depois de 30 a 60 minutos retornava em meio a várias outras entradas de vespas vizinhas, sem nunca errar a entrada da sua própria toca. Tinbergen já havia constatado que, durante as primeiras saídas do dia, a vespa voava bem acima da própria entrada e fazia vôos circulares antes de partir para a caçada. Intrigado,

Tinbergen se perguntou: *Que fatores são importantes para a vespa reconhecer a entrada do seu próprio ninho*? Então lhe ocorreu a seguinte hipótese: o sobrevôo que a vespa faz antes de sair à caça serve para memorização de referências espaciais próximas à entrada do ninho, que servem de sinalizadores no momento de retorno ao ninho. Ensaiou a sua hipótese predizendo que, se as referências espaciais fossem modificadas, a vespa ficaria desorientada e teria dificuldades para encontrar sua própria toca ao retornar da caçada.

Convencido de que estava no caminho certo, precisava testar essa hipótese através de uma investigação experimental. Primeiro Tinbergen esperou que as vespas deixassem o ninho e, então, removeu cuidadosamente as supostas referências espaciais da entrada do ninho (gravetos, tufos de gramas etc.). Ao voltar com a presa capturada, ao invés de pousarem certeiramente na abertura do ninho como faziam regularmente, as vespas voaram várias vezes em círculos logo acima da entrada. Após algumas tentativas, apenas uma ou outra vespa conseguiu achar corretamente a entrada. Esses dados sugeriram a Tinbergen que, de fato, essas vespas utilizavam referências espaciais para localizar a entrada do ninho. Em seguida, ele delineou um outro experimento: assegurou-se de que a vespa estava dentro da toca e colocou várias pinhas formando um círculo ao redor da entrada. Como de costume, a vespa fez vôos em círculo e saiu para a caçada. Antes que ela voltasse, Tinbergen refez o arranjo circular de pinhas, colocando-as próximas à entrada real do ninho, mas sem circundá-lo. Quando a vespa retornou, foi direto para o centro do círculo de pinhas, onde estaria a entrada do ninho. Desse modo, a hipótese elaborada por Tinbergen foi elegantemente testada e corroborada.

Em resumo, a pergunta feita por Tinbergen gerou hipóteses, as quais nortearam os objetivos de sua pesquisa, seus delineamentos experimentais e a coleta de dados comportamentais. Esses dados corroboraram a sua hipótese, esclarecendo assim aspectos sobre os mecanismos de orientação espacial da vespa cavadora.

Conforme salientado no capítulo anterior, o estudo do comportamento envolve também pesquisas que não precisam testar hipóteses; nesse caso o interesse é saber como é o comportamento, ou seja, conhecer sua descrição enquanto fenômeno natural. Isso é importante porque antes de quantificar o comportamento, devemos saber como ele é. Nesse caso, embora sem hipótese prévia, a amostragem correta é fundamental.

As Causas Últimas e Imediatas do Comportamento Animal

Os estudos de Tinbergen sobre o comportamento dos animais sempre incluíram perguntas e hipóteses muito claras (Tinbergen 1951). Ele não tinha apenas uma grande criatividade, mas possuía conceitos muito nítidos sobre as propriedades biológicas dos animais e sobre as principais teorias causais sobre diversidade, adaptação e evolução das espécies. Para ele, o repertório comportamental, a morfologia e a fisiologia são propriedades inerentes ao organismo. Vejamos a relação de causa e efeito do comportamento mencionado por Tinbergen, sob a óptica de John Alcock, o eminente estudioso do comportamento animal. Alcock (2009) relata uma pesquisa de campo que fazia na Costa Rica sobre uma espécie de mariposa do gênero *Automeris*. Ao tocar numa mariposa que estava sobre um galho, subitamente ela abriu as asas e expôs um par de círculos escuros (imitando dois grandes olhos). Logo, lhe veio à mente dois grupos de perguntas. No primeiro, havia perguntas do tipo:

1. *Como o sistema muscular move as asas e o que controla esses músculos?*
2. *Como a mariposa sabe quando foi tocada?*
3. *O modo de vida durante o desenvolvimento da mariposa influencia o comportamento quando adulto?*
4. *Esse comportamento seria herdado dos progenitores?*

Nesse grupo de perguntas estão implícitas questões que buscam esclarecer as causas imediatas do comportamento. As duas primeiras perguntas enfocam questões fisiológicas sobre o mecanismo de abrir as asas da mariposa. As duas últimas questões estão relacionadas às influências do desenvolvimento ontogenético sobre as causas do comportamento. Porém, a mente questionadora de Alcock produzia mais perguntas:

5. *Que vantagens a mariposa teria apresentando esse comportamento?*
6. *Como o comportamento teria evoluído ao longo do tempo?*
7. *Que padrão motor teria sido o predecessor desse comportamento?*
8. *Se houve tais mudanças, quais teriam sido as causas?*

Essas quatro últimas perguntas enfocam as causas últimas do comportamento, isto é, são perguntas que geram hipóteses relacionadas aos aspectos evolutivos e

adaptativos do comportamento. Elas dizem respeito aos efeitos sobre as chances de sobreviver e de deixar descendentes. De fato, ao abrir as asas e expor o par de manchas circulares diante de um predador natural, a mariposa pode assustá-lo, pois essas manchas simulam os olhos de uma coruja, predador do pássaro que preda a mariposa. Com isso, essa mariposa pode ganhar alguns minutos preciosos para fuga, dando-lhe uma vantagem em relação àquelas que não apresentam essa reação. Então, podemos assumir que esse comportamento tem valor adaptativo para o individuo.

A Tabela 1 sumariza esses dois tipos de causas estabelecendo o nível da investigação sobre o comportamento. Esta divisão entre causas próximas e últimas é análoga à divisão de abordagens horizontais (que estão ocorrendo agora) e verticais (que decorrem do processo filogenético).

Tabela 1. Níveis causais do comportamento animal.

CAUSAS IMEDIATAS
Mecanismos genéticos/ontogenéticos do comportamento
Efeitos da hereditariedade sobre o comportamento
Interações genético-ambientais durante o desenvolvimento ontogenético que afetam o comportamento
Mecanismos sensório-motores
Detecção dos estímulos ambientais: ação do sistema nervoso
Ajustes da responsividade endógena: ação dos sistemas hormonais
Efetuação das respostas: ação do sistema músculo-esquelético
CAUSAS ÚLTIMAS
1. História biológica do comportamento
Origem do comportamento e suas mudanças no tempo
Resultado da seleção natural na determinação do comportamento atual
História adaptativa do comportamento em termos reprodutivos

COMO QUANTIFICAR O COMPORTAMENTO?

A metodologia científica consiste em um conjunto de procedimentos através dos quais os cientistas formulam perguntas, a maioria respondida por meio de hipóteses, descrevendo "como"**,** "quando" e "o que" será utilizado e avaliado durante a

pesquisa. Isso envolve um planejamento durante o qual as formas de registro, métodos de quantificação e análise das informações são definidos.

Muitos iniciantes são induzidos a crer que a obtenção de maravilhosas imagens e a produção de descrições comportamentais atraentes (como as dos documentários de TV) sobre a vida dos animais sejam suficientes para a compreensão do comportamento animal. Descrever a "morfologia do comportamento", como referido por Volpato no capítulo 2, corresponde a apenas uma etapa da investigação, embora de grande importância no estudo do comportamento. É o momento em que o observador se familiariza com os exemplares da espécie e dirige a ela um olhar contemplativo, porém critico. Trata-se de uma fase analítica da estrutura dos padrões motores e suas variações. A partir dela podemos realizar descrições criteriosas sobre como uma determinada espécie caça ou se acasala. No entanto, a ciência do comportamento não se restringe aos procedimentos descritivos do comportamento. Como vimos no capítulo anterior, temos necessidade de esclarecer as relações de causa e efeito do comportamento, sejam elas de natureza imediata ou última. Para realizarmos generalizações sobre as causas do comportamento e estendermos para a espécie toda, precisamos de um método quantitativo e, para isso, de unidades de medida do comportamento. Com uma metodologia quantitativa nas mãos podemos delinear estudos experimentais, testar as hipóteses aventadas e proceder às análises comparativas e associativas sobre os aspectos do comportamento de interesse na investigação.

Antes de prosseguirmos, temos que deixar claro que qualquer que seja a forma de quantificação do comportamento, ela só tem sentido depois que a pergunta que se formulou for clara e precisa o bastante para ser transformada em pesquisa. Assim, é importante que os projetos sejam bem estruturados. Para isso, é necessário que o objetivo seja claro e bem fundamentado, bem como as hipóteses que serão testadas. O problema geral no qual se insere a pesquisa deve ser contemplado, incluindo as teorias existentes na qual se insere a pesquisa. Com isso em mente, saberemos como delinear uma pesquisa e quais serão as formas de quantificação mais adequadas para o trabalho.

O Etograma

O etograma é um o inventário ou uma lista de unidades comportamentais de uma determinada espécie, acompanhado das respectivas descrições. A construção de

um etograma é um passo importante no processo de quantificação do comportamento. Ao contemplar atentamente o comportamento de um determinado animal, facilmente identificaremos uma série contínua de posturas e de movimentos do corpo ou de partes dele. Algumas atividades são de curtíssima duração e são chamadas de eventos. Outras atividades são mais prolongadas e indicam estados comportamentais. Cada item do catálogo corresponde a um verbo que indica um evento (ex. saltar, capturar) ou um estado comportamental (ex. repousar, dormir), podendo ser acompanhado de complementos verbais (perseguir andando, perseguir correndo, repousar dentro da toca, repousar fora da toca etc.). Depois de estabelecida a lista de eventos e de estados comportamentais, é necessário descrevê-los, o que podemos fazer de duas maneiras:

a) **Sob o ponto de vista estrutural,** no qual a descrição considera a aparência, a forma física ou os padrões motores do comportamento, e é feita em termos de sequência de posturas e movimentos de partes específicas do corpo.
Exemplos: *empurrar a alavanca com a pata dianteira; abaixar a orelha esquerda.*

b) **Sob o ponto de vista da consequência,** descrevendo o resultado comportamental que o animal produziu no ambiente, em outros indivíduos ou sobre si mesmo. Os descritores desse tipo são mais fáceis de serem memorizados e proporcionam descrições sucintas.

Exemplos: *ingerir alimento; beber; montar; copular, afastar-se, aproximar-se* etc.

Por outro lado, não devemos usar descritores sobre cujas consequências não podemos ter certeza. Ao invés usar um descritor como *chamar filhote* é preferível usar *vocalizar*, *piar* ou *ladrar*, conforme o caso.

Um exemplo de etograma é mostrado na Tabela 2. Teresa e Gonçalves-de-Freitas (2003) propuseram o etograma sobre o comportamento agonístico de uma espécie de teleósteo da bacia amazônica, *Geophagus surinamensis* (redescrito como *Geophagus proximus*), para o qual não havia qualquer descrição na literatura. Levando em consideração que a espécie é territorial, escolheram o paradigma intruso-residente como condição de observação do comportamento e, assim, aumentaram a probabilidade de ocorrências das interações agressivas intra-especificas. As repetidas observações dos animais possibilitaram tomadas de decisão sobre que posturas e movimentos constituiriam as unidades básicas do comportamento de interação agonística. Depois de

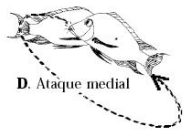
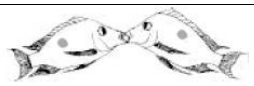
relacionar o conjunto de unidades arbitrárias para o comportamento de interação agonística, realizou-se uma descrição com detalhes suficientes para que outros cientistas pudessem reconhecer os mesmos eventos e estados comportamentais.

A fase de elaboração do etograma é de suma importância, pois se as unidades comportamentais apresentarem descrições dúbias, cria-se uma fonte de erros comprometendo a qualidade da quantificação. Esse problema é detalhado neste capítulo no item *Confiabilidade e Validade das Medidas Comportamentais*. Um etograma fiel e completo serve de referência para vários cientistas que trabalham com a mesma espécie. Ao iniciar uma pesquisa sobre o comportamento de uma determinada espécie é bastante recomendável que se pesquise na literatura a existência de um etograma previamente padronizado para poupar o seu tempo. Por outro lado, ele deve ser testado para verificar se os descritores utilizados são fiéis ao comportamento observado.

O rato (*Ratus norvegicus*) é um modelo animal amplamente utilizado nas pesquisas sobre as causas imediatas do comportamento e o seu etograma é baseado num consenso internacional que pode ser acessado pela *Internet* (http://www.ratbehavior.org/Glossary.htm). Aliás, na *Internet* podemos encontrar vários sites que disponibilizam etogramas oficiais de várias espécies, mas tomem cuidado e considerem apenas aqueles cientificamente reconhecidos (publicados com sistema de *peer review*). Um outro ótimo exemplo de construção de etograma é o trabalho "Agonistic ethogram of the equid bachelor band" de McDonnell e Haviland (1995)

Tabela 2. Etograma *das interações agonísticas* de um peixe teleósteo.*

Unidade Comportamental	**Descrição do comportamento**
A. Ameaça	Com o oponente próximo, o peixe eriça a nadadeira dorsal e expande as nadadeiras pélvica e anal. Durante esse comportamento, a coloração corporal se torna clara e brilhante.
B. Exibição Lateral	O peixe se aproxima lateralmente de outro e abre a boca sem encostá-la no corpo do oponente. Esse comportamento pode culminar num ataque.
C. Ataque Lateral	O peixe abre a boca e percute com ela o corpo do oponente, fechando-a no momento do contato. O ataque pode ocorrer nas laterais medianas do corpo, no ventre, no dorso, nas nadadeiras ou na cabeça do peixe agredido. O agressor ataca com a boca perpendicular ao corpo do oponente, empurrando-o.

 D. Ataque medial	O peixe ataca a lateral mediana do corpo do oponente com a boca, descrevendo uma trajetória semicircular ao longo do eixo horizontal do peixe agredido. O círculo é geralmente completado na direção do oponente, que torna a ser atacado.
E. Ataque Bilateral	O peixe executa um ataque lateral e passa por cima ou por baixo do oponente, atacando-o do outro lado do corpo. O movimento é rápido e pode ocorrer várias vezes sucessivamente.
F. Exibição Frontal	Dois peixes posicionam suas bocas (que são subterminais) abertas, frente a frente, sem contato, com ondulações brandas do corpo. Essa exibição geralmente antecede os confrontos frontais.
 G. Confronto frontal breve	Dois peixes justapõem suas mandíbulas e um deles empurra o outro, ou ambos se empurram mutuamente em movimentos rápidos.
H. Confronto frontal prolongado	O peixe prende a mandíbula do seu oponente com a boca, podendo ficar nessa postura por mais de um minuto.
I. Confronto paralelo	Dois peixes ficam lado a lado com as cabeças voltadas no mesmo sentido ou, mais freqüentemente, em sentido oposto, ondulando o corpo vigorosamente. Os peixes ficam em contato ou muito próximos um do outro. Enquanto ondula o corpo, um peixe pode atacar o seu oponente ou morder a porção final de sua nadadeira anal ou dorsal.
J. Ondulação	O peixe ondula o corpo no sentido ântero-posterior quando está próximo do oponente.
K. Ondulação de repulsão	O peixe agredido exibe ondulações rápidas e intensas com o corpo que levam à repulsão do peixe agressor.
L. Perseguição e fuga	O peixe segue o oponente enquanto este foge. Esse comportamento pode culminar em ataques por parte do perseguidor. Na fuga o peixe se afasta do oponente que o persegue ou ataca.

* Extraído de Teresa e Gonçalves-de-Freitas (2003), com autorização do Editor da *Revista de Etologia*.

O Que Quantificar?

Suponha que nosso objetivo seja testar o efeito de um fator qualquer sobre a agressividade em codornas japonesas (*Coturnix coturnix japonica*). Primeiro é necessário saber como a agressão se manifesta e, em seguida, decidir como quantificá-la. Schlinger *et al*. (1987) padronizaram um etograma para a codorna, demontrando que a principal forma de expressão de agressividade ocorre por meio de bicadas desferidas

umas contra as outras. Assim, depois de reduzir a "agressividade" a variáveis operacionais (mensuráveis), podemos quantificá-las por meio das formas abaixo.

1) **Latência**: tempo que um determinado comportamento demorou a ser exibido. Assim, se num teste um macho demorar 2 minutos para desferir a primeira bicada, essa será a latência para o primeiro ataque.
2) **Frequência**: é número de vezes que um determinado evento ocorreu numa determinada unidade de tempo. Suponha que em 20 minutos de observação a codorna **1** bicou 54 vezes a codorna **2** e essa bicou apenas 4 vezes a oponente. Nesse caso, dizemos que a codorna **1** bicou a codorna **2** com uma frequência de 2,7 bicadas por minuto (54/20), enquanto a outra codorna emitiu 0,2 bicadas por minuto (4/20).
3) **Duração**: refere-se ao tempo gasto por um animal exibindo uma determinada unidade comportamental. Imagine que durante os 20 minutos do exemplo anterior houve três episódios de perseguição da codorna **1**, com durações de 2,0, 1,3 e 4,0 minutos cada. A soma dessas durações (7,5 minutos) indica o tempo total do item "perseguição" e podemos expressar esse total na forma de proporção de tempo gasto com o comportamento de perseguição (nesse caso: 7,4 / 20 = 0,37). Essa proporção calculada não possui unidade e varia de 0 a 1,0. Podemos fazer o mesmo cálculo para a codorna **2** com a finalidade de comparar os respectivos desempenhos.
4) **Intensidade**: está relacionada com a "força" com que o comportamento é expresso. Suponha que desejamos comparar a intensidade do comportamento agressivo entre vários machos de codornas. Se bicar o outro é o item comportamental que melhor operacionaliza o conceito "expressão agressiva", o sujeito que apresentou a maior frequência de bicadas pode ser considerado o mais agressivo da amostra. Alternativamente, poderá ser o que mais gastou tempo perseguindo o outro. A intensidade pode ser medida, também, por meio de indicadores físicos. Por exemplo, intensidade sonora do canto de um pássaro, a intensidade (em libras) da força da mordida de um crocodilo.

Como Registrar o Comportamento?

O ser humano possui órgãos sensoriais com grande resolução espacial e temporal associada a uma fabulosa capacidade cognitiva para registrar e interpretar os eventos que ocorrem à sua volta. No entanto, somos limitados em alguns aspectos, pois não compartilhamos as mesmas capacidades sensoriais de outros animais: não ouvimos

os infrassons ou os ultrassons, não enxergamos muito bem em ambientes pouca luminosidade (ambiente noturno, interior de águas profundas ou cavernas pouco iluminadas), além de nossa resolução visual ser ruim para objetos muito pequenos ou distantes. Não fazemos a mínima idéia do que seja a sensação proporcionada pela estimulação da linha lateral dos peixes, ou oriunda de receptores que detectam campo elétrico ou de fotorreceptores sensíveis à luz ultravioleta.

Em relação à nossa motricidade, não escrevemos ou falamos na velocidade do pensamento e temos muitas imprecisões ao tentarmos observar e registrar simultaneamente os acontecimentos que estamos testemunhando. A superação dessas limitações foi resolvida, em parte, pela invenção de aparelhos analógicos e digitais que expandem os nossos sentidos e ampliam a nossa capacidade sensorial e motora, além de armazenarem dados permanentemente. O uso desses equipamentos, no entanto, deve ser tomado simplesmente como uma complementação metodológica, pois nada disso pode substituir o processo criativo da mente humana para fazer perguntas, propor hipóteses e delinear a pesquisa científica. Lembre-se que tanto Charles Darwin como os fundadores da Etologia não dispunham da parafernália tecnológica existente hoje quando fundamentaram, respectivamente, as teorias da seleção natural e das causas imediatas e últimas do comportamento animal!

Descrevemos abaixo os recursos mais usados para o registro do comportamento animal:

1) Filmagens ou vídeo-tapes: oferecem registros de imagens e de áudio bastante precisos sobre o comportamento e têm a vantagem de poder ser observado e analisado repetidas vezes. São essenciais para registrar eventos extremamente rápidos que escapam à resolução visual humana, fornecendo uma decodificação mais lenta (quadro-a-quadro ou em *slow motion*). Em outros casos, a passagem acelerada (*fast moving*) possibilita identificar elementos imperceptíveis na velocidade normal. É o meio mais eficaz para o registro e armazenamento do comportamento na forma exata como ocorreu. Por outro lado, devemos ter em mente que a qualidade do registro não depende de câmeras cinematográficas ou de vídeo de última geração, mas primariamente da mente treinada de um observador que decide “o que” e “quando” observar. Após a filmagem, é necessário fazer a transcrição dos dados em unidades comportamentais para posterior quantificação e análise.

2) Descrições verbais: podem ser escritas ou gravadas em áudio. As descrições verbais do comportamento são muito úteis, especialmente durante testes pilotos. A gravação em áudio proporciona um relato direto durante a ocorrência do comportamento. Tendo padronizado previamente um etograma, os itens comportamentais podem ser ditados em um gravador de áudio à medida que ocorrem, ou podem ainda ser amostrados em determinados intervalos de tempo (veja mais adiante). Uma dica prática para se ditar o etograma em um gravador de áudio é usar um código verbal (monossilábico ou dissilábico) para cada item comportamental: ao invés de "perseguir", ditar "persê" ou, ao invés de "construir ninho", "constrí" e assim por diante. Isso economiza palavras durante o ditado, evitando as defasagens de tempo entre a ocorrência de um item e seu registro. Como no caso anterior, essa forma de registro também necessitará da transcrição dos dados para posterior quantificação e análise. Só não esqueça de anotar o código para que possam ser entendidos por outra pessoa que venha a trabalhar com a gravação, ou você mesmo, caso o intervalo entre a gravação e a transcrição dos dados seja longa.

3) Planilha de Registro (*Check sheet*): é a ferramenta mais simples, prática e barata. Os itens comportamentais são transcritos em uma planilha de papel e, à medida que ocorrem, são registrados (Fig. 1). A limitação deste método é o número restrito de itens que podemos registrar.

Grupo/Animal:				**Observador:**			
Data:				**Obs:**			
Condição:							
	Itens comportamentais						
Tempo	**Perseguição**	**Fuga**	**Confronto frontal**	**Confronto paralelo**	**Confronto lateral**	**Ondulação**	**Ameaça**
14:02							
14:04							
14:06							
14:08							
14:10							
14:12							
14:14							
14:16							

14:18							
14:20							
14:22							
14:24							
14:26							
14:28							
14:30							
....							
15:00							

Figura 1. Exemplo de uma planilha de registro. A porção superior (cabeçalho) deve conter informações das condições de estudo, identificação do animal, grupo etc. O corpo da planilha deve conter os itens comportamentais que serão registrados e o momento ou período de registro.

4) Registradores automáticos de eventos: podem ser eletromecânicos ou digitais. No caso de um registrador eletromecânico, um motor elétrico traciona o papel sobre o qual os eventos são registrados a uma velocidade constante (Schmidek *et al*. 1983). Nesse caso, o observador assinala, sobre o papel que está sendo tracionado, os momentos de ocorrência dos eventos comportamentais, seja a partir de uma gravação ou observando diretamente o comportamento. O início de um outro evento marca o fim do evento anterior. Completada a transcrição podemos calcular a frequência ou a duração de cada item comportamental ou a latência de um determinado item em particular. Um exemplo clássico de automação de registro e análise comportamental é a famosa gaiola de Skinner, desenvolvida pelo eminente behaviorista Burrhus Skinner, que desenvolveu vários estudos sobre condicionamento operante. Essa gaiola foi projetada de modo que o modelo animal (por ex., rato ou pombo) ao apertar uma alavanca recebia uma pelota de ração, ou seja, um reforço (ou recompensa). O ato de apertar a alavanca mecânica gerava um sinal elétrico que automaticamente era convertido numa inscrição em papel, não necessitando do observador. A automação tem a vantagem de evitar os erros de transcrição do comportamento. Atualmente, qualquer sinal elétrico que for transduzido pode ser capturado por uma placa analógico-digital de um microcomputador. Desde que o computador possua uma rotina (programa) que identifique e organize os sinais capturados, poderá realizar automaticamente os cálculos de frequência, duração ou latência.

Um outro exemplo de automação são os registradores de eventos sonográficos, como o sistema *Loudspeaker Measurement System* (www.linearx.com/products/analyzers/LMS/LMS_0.1.htm). Ele adquire os sinais de ondas sonoras (cantos de aves, sons de insetos etc.) gravadas em fitas K-7 ou discos digitais e realiza uma vasta quantidade de análises bioacústicas. Esses *softwares* geralmente são bastante sofisticados: captam e registram vocalizações de longa duração, geram exibições gráficas de alta definição e realizam várias análises quantitativas e comparativas (Mendes 2004). Outros registradores de eventos digitais populares atualmente (mas de alto custo) são aqueles produzidos pela *Noldus* (www.noldus.com/products/index.html), os quais propiciam aquisição de dados diretamente do teclado do computador, reduzindo a probabilidade de erros de transcrição e minimizando o tempo gasto pelo observador. O programa *Observer Video-Pro* da *Noldus* dispõe de um relógio interno possibilitando configurações quanto ao método de amostragem que se deseja fazer, captura imagens de vídeo e permite o registro de duração, frequência e latência de comportamentos (Noldus *et al*. 2000). Um registrador bastante prático e que está disponível gratuitamente pela Internet é o Etholog 2.2 (Ottoni 2000 – www.geocities.com/ebottoni/ethohome.html), utilitário de produção totalmente nacional que é periodicamente atualizado.

INTERFERÊNCIA DO OBSERVADOR

O registro do comportamento sempre vem acompanhado de uma variável que, embora difícil, temos que tentar controlar. Trata-se do efeito que o observador tem sobre o comportamento dos animais. A presença do pesquisador é algo diferente no ambiente.

Para controlar essa variável podemos nos esconder atrás de anteparos visuais, mas temos que nos lembrar que muitos animais percebem o ambiente por meio de odores. Então, o observador será notado, mesmo se estiver visualmente escondido. Podemos exemplicar com o seguinte fato. Um pesquisador que estuda vespas sociais utilizou repelente de insetos para evitar as doloridas ferroadas durante as observações no campo. O odor do repelente provocou o enxameamento, impedindo a observação do comportamento das vespas na colônia. No entanto, o pesquisador foi esperto o suficiente para fazer dessa situação um método eficaz para estudar enxameamento. Esse é um fato real que aconteceu com o Pós-graduando Carlos Alberto dos Santos, pertencente ao grupo do Prof. Dr. Fernando Noll, da UNESP de São José do Rio Preto, SP.

Apesar de nossa presença afetar o comportamento dos animais, várias espécies podem se habituar à nossa presença e, com isso, exibir o comportamento naturalmente. Por

exemplo, em nossos estudos com peixes, notamos que os animais se refugiam no fundo do aquário quando entramos no laboratório. Porém, se nos sentarmos e não realizarmos movimentos bruscos, os animais voltam a exibir o comportamento normal (alimentação, defesa de território, corte) em cerca de 10 min. Outro exemplo famoso é o estudo com chimpanzés realizados pela grande pesquisadora, Jane Goudall. Ela conseguiu se aproximar dos grupos desses macacos para poder estudá-los após um período de habituação.

MÉTODOS DE AMOSTRAGENS DE DADOS

Tendo padronizado o etograma e tendo em mente os diferentes meios de registros comportamentais disponíveis, restam ainda outras decisões a serem tomadas para o estudo do comportamento animal. Boas decisões dependem muito de nossa reflexão, que ocorre durante as observações preliminares ou estudos-piloto. É nessa fase inicial da pesquisa que os ajustes finos da metodologia são realizados.

Uma espécie animal é composta de inúmeros indivíduos e, obviamente, não podemos estudar todos eles. A alternativa que nos resta é estudar um grupo representativo dessa população, que é chamado de amostra (ver adiante em *análise de dados*). Além desse tipo de amostra, há a amostragem do comportamento. Uma unidade comportamental pode ocorrer várias vezes ao longo das 24 h de um dia, e mesmo ao longo de vários dias. Como é impossível observarmos o mesmo animal continuamente, podemos recorrer a amostras de seu comportamento. Alguns dos métodos mais usuais de amostragem dos comportamentos foram sistematizados por Altmann (1974) e são descritos abaixo.

a) amostragem *ad libitum*: neste caso, o observador simplesmente registra tudo aquilo que acha relevante. Esse tipo de registro é útil na etapa de observação preliminar, mas é desvantajoso à medida que os animais mais ativos de um grupo em observação podem desviar a atenção do observador.

b) amostragem do animal *focal*: o observador escolhe, aleatoriamente ou não, um único indivíduo de um agrupamento (ninhada, tríade ou outra unidade social), o qual servirá de foco das observações por um determinado período. Registra-se seu comportamento e, no caso de situações de interação social, por exemplo, anota-se com que indivíduo(s) esse animal-focal interagiu. Este método traz uma desvantagem para os estudos de campo, pois é bastante comum nessas condições o animal-focal desaparecer do campo de visão, embrenhando-se em meio aos arbustos ou para dentro

da toca. Caso isso aconteça, a observação deve ser interrompida e anotado o tempo de observação amostrado para fins de futuros ajustes quantitativos.

c) amostragem por escaneamento: fixa-se um determinado número de intervalos regulares de tempo dentro de um período. Ao final de cada intervalo as atividades comportamentais de todos os indivíduos à vista são instantaneamente registradas. Este tipo de amostragem proporciona informações pontuais sobre a ocorrência ou não de determinados comportamentos, identificando os indivíduos envolvidos. Neste tipod e amostragem, os comportamentos são registrados por amostragem de tempo instantânea (ver abaixo). A eficácia desse método depende do observador ter intimidade com a identificação dos animais, seja por marcas naturais ou artificiais (veja item mais adiante). Também podemos combinar os métodos amostrais: num mesmo período é possível amostrar dados comportamentais por escaneamento e os dados de um animal focal.

d) amostragem comportamental: neste caso o observador procura registrar um comportamento específico fornecendo todos os detalhes sobre os indivíduos envolvidos. Esse tipo de registro é útil para comportamentos que ocorrem com baixa frquência. Por exemplo, número de cópulas num grupo de bonobos. Anota-se quantas vezes o comportamento ocorreu e, se possível, qual macho e qual fêmea.

Por Quanto Tempo Registrar?

Outra decisão importante a ser tomada no estudo do comportamento animal é sobre quando, ou por quanto tempo, registrar os comportamentos. Devemos registrá-lo ininterruptamente por determinado tempo (registro contínuo) ou a intervalos regulares de tempo (registro por amostragem de tempo)?

a) Registro contínuo: permite registrar exatamente a sucessão dos itens comportamentais em um determinado período de tempo, possibilitando a obtenção de dados absolutos sobre latência, frequência e duração dos comportamentos, além de possibilitar análises sequenciais do comportamento. Esse é um método de registro bastante indicado se você deseja esclarecer a sequência e a duração dos eventos que caracterizam, por exemplo, o ritual de acasalamento ou da construção de ninho de uma determinada espécie. Geralmente o registro de itens com maior probabilidade de ocorrência pode ser amostrado num intervalo de tempo menor do que itens que ocorrem

mais raramente. A definição desse intervalo deve ser feita para garantir que o comportamento será de fato amostrado, ao menos para a maioria das réplicas.

b) Registro por amostragem de tempo (ou intervalar): neste caso, os dados comportamentais são obtidos a intervalos pré-definidos no tempo. Por exemplo, podemos fazer observações a cada 20 segundos, num período total de 20 minutos. Com essa marcação de tempo teremos 60 momentos e 60 intervalos amostrais. Durante esse período podemos registrar os dados comportamentais de duas maneiras:

1) Amostragem instantânea: A cada intervalo de tempo (por ex., 20 s) registramos a ocorrência (ou não) de um determinado comportamento. Quando obtemos dados comportamentais dessa maneira, não podemos calcular a frequência ou duração dos comportamentos, mas é uma amostragem muito útil quando queremos fazer registros de estados ou comportamentos de longa duração. .

O tipo de dados que serão obtidos por esse tipo de amostragem são escores. Por exemplo, se dividimos um período de 10 minutos em intervalos de 10 segundos, teremos 60 pontos amostrados. Se um comportamento é registrado 15 desses 60, então o escore será 15:60 ou 0,25. Outro comportamento que foi registrado 36 vezes, o escore será 0,6. Assim, quanto maior a duração do comportamento, maior será o escore. Por essa razão as amostragens intantâneas são usadas para estados.

2) 1-0 (um-zero): Em intervalos regulares (por ex., a cada 10 s) o observador registra se o comportamento ocorreu (1) ou não (0) no intervalo antecendente. Esse tipo de amostragem também é particularmente útil para os registros de estados ao invés de eventos comportamentais de um ou mais animais. Ao final do período de registros, o observador também irá obter escores.

O critério utilizado para estabelecer o intervalo de tempo depende de quantos itens comportamentais serão registrados e da natureza dos mesmos. É claro que, quanto mais curto o intervalo, mais adequada é a amostragem, mas o bom senso e a experiência do observador determinarão o intervalo de tempo apropriado para cada caso.

CONFIABILIDADE E VALIDADE DAS MEDIDAS

A **confiabilidade** diz respeito ao quanto uma medida é reprodutível e está livre de erros do tipo aleatório. Por exemplo, uma medida idealmente confiável é aquela cujos dados não apresentam oscilações entre as mensurações. As medidas nem sempre

são exatas, mas podem ser confiáveis dentro de uma margem de segurança. Já a **validade** diz respeito ao quanto a medida representa aquilo que o cientista deseja quantificar e, idealmente, deve ser livre de erros sistemáticos. Tanto a confiabilidade como a validade devem ser cuidadosamente determinadas, pois é por meio delas que a qualidade do "diálogo" estabelecido entre o pesquisador e o animal em estudo ficará demonstrada (Schmidek *et al*. 1991, Lehner 1996).

Confiabilidade entre intra-observadores

Por mais que duas pessoas sejam bem treinadas no registro de dados comportamentais, a confiabilidade inter-observadores raramente será de 100%, pois elas estão sujeitas a erros (chamados interpessoais). Do mesmo modo, uma mesma pessoa raramente consegue reproduzir com precisão o mesmo registro em dois momentos diferentes, devido ao que se chama erro intrapessoal. Então, como podemos confiar nas medidas sucessivas feitas por um mesmo observador? E nas medidas feitas por observadores diferentes? Para verificar o quanto uma medida é confiável entre observadores, podemos usar os testes estatísticos de correlação e de concordância, que ajudam a estabelecer uma margem de segurança para a confiabilidade do registro comportamental intra e inter-observadores (Lehner 1996, Martin & Bateson 2007). Basicamente, isso seria feito permitindo-se que duas ou mais pessoas registrem os mesmos comportamentos e, posteriormente, avaliando-se estatisticamente se essas medidas estão correlacionadas ou são concordantes entre esses observadores. De forma análoga, os mesmos testes poderiam ser feitos para um único observador, mas considerando-se agora as concordâncias e correlações entre medidas sucessivas. A confiabilidade ideal depende de alguns fatores relacionados ao que se deseja medir, se é um comportamento e importância da ctegoria que está sendo medida. No entanto, Martin e Bateson (2007) consideram que deve-se considerar pelo menos uma correlação de 0,7 na confiabilidade inter ou intra-observador.

ANTROPOMORFISMO

O comportamento de uma espécie animal é muitas vezes semelhante ao comportamento humano. Quem possui animais de estimação, particularmente cães, é capaz de jurar o que o animal sente ou quer, dependendo de sua vocalização, expressão facial ou movimento de cauda. Nesses casos é comum dizermos que o animal está feliz, triste etc. A atribuição de características humanas a entidades não humanas é

denominada antropomorfismo. Essa atitude deve ser evitada no estudo do comportamento animal. Isso não significa que as emoções humanas sejam exclusivas de nossa espécie mas, muitas vezes, podemos ser enganados por falsas semelhanças. Por exemplo, o chimpanzé, durante interações agonísticas, abre a boca, expõe os caninos e vocaliza como se estivesse rindo, quando, na verdade, está fazendo uma demonstração agressiva. Da mesma forma, o golfinho não sorri para o ser humano. A primeira conclusão que elaboramos ao ver um peixe com larvas de peixes dentro da boca é que ele está se alimentando, quando, de fato, está cuidando da sua prole. Diferentemente da espécie humana que carrega os filhotes com os membros superiores, essa espécie de peixe o faz com uma estrutura análoga, a boca. Assim, a interpretação do comportamento nas outras espécies deve ser feita com muita cautela. É imprescindível que o cientista leve em consideração o contexto em que o comportamento ocorre: se durante as interações agonísticas entre adultos, ou entre pais e filhotes etc. É recomendável observar que as vias sensoriais utilizadas por determinadas espécies de animais não pertencem à sensibilidade humana, como os sentidos da linha lateral e da eletrolocação dos peixes, ou mesmo o sentido magnético e a visão da radiação ultravioleta de abelhas. Ainda que haja um sentido compartilhado pelo homem e muitas outras espécies animais, como a audição, o ser humano não ouve necessariamente a mesma frequencia sonora de outras espécies. Por exemplo, as ondas mecânicas que estão abaixo de 20 Hz são denominadas infra-som e as acima de 20.000 Hz, ultra-som, para os quais somos totalmente surdos. Quando os cientistas passaram a analisar o mundo bioacústico sob o ponto de vista dos animais estudados, descobriu-se fenômenos surpreendentes: os morcegos produzem ultra-sons e ouvem os seus ecos para se orientarem no espaço; os elefantes se comunicam à distância emitindo infra-sons. Como pode ser notado, esses animais possuem um canal totalmente privado de comunicação e os sentidos humanos necessitam de mecanismos artificiais para ampliar a sua percepção sensorial. Mas nem os mais sofisticados equipamentos garantem que estejamos registrando e conhecendo toda a comunicação animal.

Por outro lado, o exagero em evitar antropomorfismos pode levar a uma simplificação demasiada do animal. Não devemos ignorar os processos cognitivos em animais não humanos. O autor que mais se empenhou nesse assunto nos últimos anos talvez tenha sido o norte americano Donald Griffin, o qual defendia que só entenderemos completamente outras espécies quando soubermos o que elas pensam e sentem (Griffin 1992).

Algumas vezes, o fato de não encontrarmos emoções semelhantes às nossas (ou meios para demonstrar que elas existem) pode validar práticas indesejáveis. Por exemplo, uma das questões bastante discutidas atualmente está relacionada com o fato de peixes sentirem dor e sofrerem com ela. Até pouco tempo atrás, a falta de um método adequado que demonstrasse que peixes sentem dor validou e estimulou a prática da pesca esportiva (Rose 2002), onde o peixe é fisgado por um anzol, admirado, pesado e depois devolvido à água. No entanto, Sneddon (2003) demonstrou que substâncias irritantes administradas na região oral em trutas arco-íris fazem com que apareçam comportamentos anômalos indicadores de desconforto como "rubbing" (esfregar a boca na parede do aquário ou no substrato) e "rocking" (ondular o corpo para os lados enquanto está no substrato). Sneddon (2003) verificou, ainda, que esses comportamentos são abolidos quando os animais recebem morfina (potente analgésico), indicando que peixes sentem dor e, portanto, fornecendo fortes argumentos à abolição da pesca esportiva.

O PROBLEMA TAXONÔMICO

Quando estudamos um animal, devemos nos certificar de que a espécie com a qual estamos trabalhando seja, de fato, a que pensamos que é. Para isso, é essencial o auxílio de um taxonomista nessa identificação.

Um problema que podemos enfrentar é que, mesmo conhecendo a espécie, ela pode mudar de nome ou ser incluída em outro grupo taxonômico. Pior é a situação onde se descobre que o que era considerado uma espécie corresponde, na verdade, a duas (ou vice-versa). Para evitar que nossos dados se percam em dúvidas, devemos depositar, sempre que possível (e nos esforçarmos para que seja possível), alguns exemplares de nosso estudo em coleções zoológicas. Esses exemplares receberão um número de registro e poderão ser consultados sempre que necessário, por qualquer cientista do mundo.

Além disso, o cientista precisa conhecer a história taxonômica de seu objeto de estudo. Por exemplo, a tilápia-do-Nilo, um teleósteo da família Cichlidae, foi nomeada por Linnaeus como *Tilapia nilotica* em 1758. Mais tarde, com os estudos de Trewavas, essa espécie passou para o gênero *Sarotherodon*, tornando-se *Sarotherodon niloticus*. Mais tarde, essa mesma autora redefiniu os gêneros da Tribo tilapiini com base no comportamento de cuidado parental. Assim, as espécies cujas fêmeas cuidam

da prole na boca passaram para o gênero *Oreochromis* e, portanto, a tilápia-do-Nilo mudou novamente para *Oreochromis niloticus* (Trewavas 1982). Assim, ao fazer uma revisão bibliográfica sobre essa espécie, o pesquisador tem que englobar esses três nomes científicos; do contrário, deixará de considerar trabalhos que podem ser relevantes. Pelas regras da nomenclatura zoológica, a história taxonômica de uma espécie é expressa colocando-se, seguido do nome científico da espécie, o nome do autor que fez a primeira descrição entre parênteses: *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758). Caso fosse escrito sem o parânteses, *Oreochromis niloticus* Linnaeus, 1758, significaria que Linnaeus descreveu essa espécie originalmente no gênero *Oreochromis*.

ESTUDOS DE CAMPO E DE LABORATÓRIO (ou em ambiente natural e artificial)

O que é melhor: estudar comportamento animal no campo ou no laboratório? Se você acha que é a primeira, errou. Se acha que é a segunda, também errou. Começar um projeto escolhendo o local de estudo (cativeiro ou campo) significa começar uma pesquisa pelo material e métodos, o que infelizmente é um erro frequente. Como visto neste e no Capítulo 2, uma pesquisa geralmente começa com uma pergunta, que será respondida com ou sem elaboração de hipóteses, e os materiais e métodos empregados devem ser adequados para responder à pergunta. Algumas delas são melhor respondidas por meio de estudos em ambiente natural e outras, em condições de laboratório. Depende do objetivo do estudo.

Nas áreas etológica e zoológica ainda persiste, para muitas pessoas no Brasil, o preconceito em relação a estudos comportamentais desenvolvidos em laboratório Esse tipo de preconceito atrapalha em muito o desenvolvimento dos estudos sobre o comportamento animal, mas não se trata de um viés gratuito. Ao menos duas origens possíveis podem ser aventadas. A primeira é associada ao próprio nascimento da Etologia, que incrementou estudos de comportamento no ambiente natural em contraposição aos estudos dos behavioristas, que eram totalmente realizados em laboratório (ver o Capítulo 1; Tinbergen 1963). A segunda causa provável é atribuída a uma postura mais superficial sobre as bases e estrutura do conhecimento científico, como já alertado no Capítulo 2. Não devemos nos esquecer de que muitos dos conceitos básicos da Etologia foram formulados a partir de estudos em laboratório. Um exemplo

bem conhecido é o comportamento de defesa de território no peixe de 3 espinhos, *Gasterosteus aculeatus*, cuja condição de dominância depende da posição do indivíduo no espaço. Essa conclusão foi experimentalmente obtida por Tinbergen em condições controladas de laboratório (Ridley 1995). Isso não mudou a abordagem adaptativa característica da Etologia, mas culminou na elaboração de leis gerais para o comportamento animal.

As duas formas de estudos são, na verdade, complementares e apresentam vantagens e desvantagens que devem ser consideradas na elaboração de um projeto e na interpretação dos resultados. Por exemplo, é muito difícil estudar os mecanismos fisiológicos de determinados comportamentos a partir de estudos desenvolvidos exclusivamente no campo. De outro lado, questões comportamentais que envolvem a interação com o ambiente devem ser estudadas no campo. O que queremos deixar claro é que é a natureza da pergunta é que determina se devemos desenvolver o estudo no campo ou no laboratório, e não uma preferência "*a priori*" do pesquisador

Vantagens e Desvantagens de se Estudar o Comportamento no Ambiente Natural

No ambiente natural, todos os elementos que modulam o comportamento de um animal estão presentes: as condições climáticas, as plantas, o tipo de solo, os predadores, as presas e outros animais que convivem com ele. Apesar disso, os estudos de campo apresentam dificuldades em:

1. Visualizar a maioria dos animais o tempo todo.
2. Controlar algumas variáveis, como luminosidade, temperatura, densidade populacional, disponibilidade de alimento, tamanho e idade do animal.
3. Encontrar ou estudar os animais que vivem em ambientes subterrâneos, que são noturnos ou que habitam locais de difícil acesso.
4. Discriminar animais crípticos.

Mesmo com essas dificuldades, os estudos de campo permitem, além dos estudos descritivos, testes de hipóteses importantes, como já mostrou o próprio Tinbergen com seus métodos criativos descritos no início deste capítulo. Além disso, é possível também controlar certas variáveis e realizar diversos trabalhos, mesmo com as

dificuldades inerentes. Por exemplo, quando os animais são difíceis de serem encontrados, eles podem ser capturados em armadilhas e marcados com um colar transmissor que permite que sejam encontrados ou seguidos por meio de ondas de rádio. Locais de difícil acesso, como árvores de elevada altura, podem ser acessados por meio de equipamentos de alpinismo, como ocorre em alguns estudos com aves (Guedes 1993). O cientista pode ainda contar com câmeras de infravermelho quando o animal é de hábito noturno. Mesmo medidas fisiológicas podem não ser um entrave definitivo, pois nas últimas décadas têm sido desenvolvidos, por exemplo, métodos de análises de fezes que permitem avaliar condições reprodutivas (Sousa *et al*. 2005). Exemplos elegantes que envolvem testes de hipóteses no ambiente natural podem ser encontrados nos trabalhos de Paulo S. Oliveira (UNICAMP) e Regina H. F. Macedo (UNB).

Vantagens e Desvantagens de se Estudar o Comportamento no Cativeiro (ou laboratório)

Por ambiente artificial devemos considerar todo aquele fora do ambiente natural do animal, como laboratórios, zoológicos e criadouros. Muitos cientistas utilizam o termo semi-natural para descrever ambientes artificiais que contenham várias características do ambiente natural. Porém, não podemos nos iludir que ambiente semi-natural seja próximo do natural. Por exemplo, estudar muriquis em semi-cativeiro pode significar manter o animal ao ar livre, sujeito às variações ambientais e incluir em sua alimentação vários itens de sua dieta natural. No entanto, a ausência de predadores naturais e de vários elementos que seguramente não conseguiremos reproduzir torna esse ambiente artificial. Portanto, o termo ambiente semi-natural deve ser evitado. O que existem são ambientes artificiais em condições mais pobres ou mais ricas em elementos naturais. Mas nesses ambientes a situação totalmente natural já não existe.

Assim como no ambiente natural, existem vantagens e desvantagens nos estudos em laboratório (veja Campbell *et al*. 2009). As principais vantagens das condições de laboratório residem na facilidade de observação dos animais, pois eles estarão sempre lá e mais facilmente visíveis. É por essa razão que a maioria dos estudos realizados com peixes de água doce é feita em laboratório. Na água doce, a turbidez e a presença de densa vegetação submersa dificultam a visibilidade e a observação dos

animais (ao contrário do que acontece, por exemplo, em recifes de corais, cuja visibilidade favorece estudos do comportamento de peixes no ambiente natural).

Outra vantagem dos estudos em laboratório é a possibilidade de controlar variáveis que possam modular o comportamento, como temperatura, fotoperíodo, umidade, densidade populacional, idade, tamanho e, na medida do possível, experiências prévias dos animais em estudo. Apesar dessas considerações, destacamos as seguintes dificuldades ou desvantagens dos estudos em laboratório:

1. Possibilidade de alteração do comportamento. Um dos grupos de difícil estudo em laboratório, por exemplo, é o dos anfíbios anuros. Esses animais mudam rapidamente seu comportamento, principalmente aqueles ligados à reprodução e à vocalização. Mesmo nos casos em que são acondicionados em recintos externos e que mantém temperatura e luminosidade ambiental, os anuros reduzem ou abolem sua vocalização, principal meio de comunicação intraespecífica nesse grupo.
2. Aparecimento de comportamento marginais, que são aqueles que não são exibidos em condições naturais, mas que passam a ser exibidos em condições artificiais.
3. Desenvolvimento de estresse nos animais decorrente do ambiente artificial a que foram submetidos. Este fator, no entanto, pode ser reduzido ou abolido deixando-se o animal ajustar-se por vários dias às condições de manutenção e tratamento.

O mais comum é que os estudos em campo e em laboratório sejam complementares. Por exemplo, Rossa-Feres *et al*. (2000) estudaram no campo o comportamento reprodutivo de *Psecas perviridis*, uma espécie de aranha saltadora que vive em bromélias (gravatás), associando o comportamento a fatores ambientais. No entanto, a descrição e quantificação das unidades comportamentais da corte (incluindo análise de frequência e de sequência) foram realizadas em laboratório, pois isso permitia uma melhor visualização do comportamento em questão, tornando os dados coletados mais confiáveis. Além desse, há vários estudos na literatura que conciliam estudos nos dois ambientes, corroborando a idéia de que devemos sempre aproveitar ao máximo nossos recursos metodológicos para respondermos adequadamente nossas indagações de pesquisa (ex. Yamamoto *et al.* 1996). Finalizando, sempre que possível devemos conhecer o comportamento natural do animal ou do grupo taxonômico ao qual ele pertence para que possamos melhor planejar nossos estudos, no campo ou no laboratório, além de naturalmente melhor conduzir nossas análises para as conclusões.

ANÁLISE DE DADOS

Uma vez coletados os dados, o passo seguinte é analisá-los. Se os estudos são descritivos, a análise dos dados se restringe a encontrar padrões de comportamento e interpretá-los à luz de algumas teorias pré-existentes. Porém, a maioria dos estudos que envolvem testes de hipótese utiliza a estatística para analisar os dados. Assim, quando quantificamos o comportamento e pretendemos fazer generalizações a partir de amostras da população, utilizamos inferências estatísticas (Zar 1999, Ha & Ha 2007).

A análise estatística pode ser *descritiva*, envolvida com o resumo e apresentação dos dados, ou pode ser *inferencial*, que ajuda a concluir sobre conjuntos maiores (populações) quando apenas partes desse conjunto (as amostras) foram estudadas (Callegari-Jaques 2004). Com este tópico pretendemos apresentar alguns conhecimentos básicos que podem auxiliar na análise estatística inferencial de dados. Porém, pressupomos que já sejam de domínio conhecimentos mínimos, como medidas de tendência central (média, moda e mediana) e medidas de dispersão (desvio padrão, erro padrão e coeficiente de variação).

A análise estatística deve estar ligada ao objetivo e ao delineamento da pesquisa. De acordo com Volpato (2007), o trabalho científico é um argumento lógico, onde a metodologia e os resultados são premissas para as conclusões. Assim, quando se planeja um estudo é imprescindível que o teste estatístico a ser utilizado também seja planejado, uma vez que ele faz parte das premissas dentro do argumento lógico. Vários tipos de testes podem ser utilizados para a análise de dados e a escolha de qual teste usar depende de algumas características do experimento e dos dados. Assim, apresentaremos alguns conceitos básicos que irão auxiliar na escolha adequada do teste estatístico e, fundamentalmente, na interpretação adequada dos resultados.

Variáveis

Variável é um atributo inerente ao objeto estudado e que, como o próprio nome diz, pode variar (se o atributo é invariável estamos falando de uma constante) (Centeno 1999). A frequência de interação agonística, duração da corte, frequência de ingestão alimentar etc. são exemplos de variáveis comportamentais. As inferências estatísticas são feitas a partir de dados obtidos das variáveis consideradas no estudo.

De acordo com Callegari-Jaques (2004), as variáveis podem ser qualitativas

(quando expressam atributos não numéricos, como cor, sexo etc.) ou quantitativas (que expressam quantidade em dados numéricos, como frequência de ocorrência, duração, latência etc.). As variáveis quantitativas podem ser classificadas em Variáveis Discretas, que apresentam valores inteiros (como número de filhotes ou número de células) e Variáveis Contínuas, cujos dados podem apresentar qualquer valor dentro de um intervalo de variação possível, como peso, comprimento, duração etc.

As variáveis quantitativas ou qualitativas podem ainda ser classificadas como Dependentes ou Independentes. De acordo com Volpato (2007), esse conceito é relativo, pois dependerá sempre do objetivo da pesquisa. Por exemplo, vários estudos demonstraram que o aumento de andrógenos aumenta a agressividade em teleósteos (ex. Munro & Pitcher 1985). Nesse caso, a variável independente é o nível de hormônio e a agressividade é a variável dependente (que depende do nível hormonal). Por outro lado, estudos mais recentes têm demonstrado que peixes mais agressivos apresentam elevação dos níveis de andrógenos circulantes (ex. Oliveira 2004). Nesse caso ocorre o contrário do primeiro, pois os níveis hormonais passam a ser dependentes da condição agressiva (variável independente). Embora ambas as variáveis devam ser quantificadas, a variável independente faz parte da condição dos grupos experimentais e a variável independente será aquela quantificada como resultado (Volpato 2007). O conhecimento desse conceito é fundamental, pois auxilia na elaboração do delineamento experimental e, conseqüentemente, na análise de dados.

Amostras

De modo geral, as populações nas quais o cientista está interessado são grandes demais para serem estudadas na sua totalidade, pois muitas vezes as populações tendem ao infinito. Por isso trabalhamos com amostras que se constituem em qualquer fração de uma população (Callegari-Jacques 2004). De acordo com essa autora, a finalidade da amostra é representar a população e, portanto, a amostra não deve ser tendenciosa. Isso significa que devemos utilizar métodos adequados de amostragem para que não ocorram erros quando os dados são analisados e as conclusões elaboradas (que serão generalizadas para a população e não apenas para a amostra). Por exemplo, se quisermos saber como é o comportamento sexual de estudantes da terceira série do ensino médio, não devemos utilizar estudantes de um único colégio para esse estudo, pois a amostra não seria representativa da população. O

comportamento pode variar nas escolas cujos alunos pertencem a camadas sociais onde o poder aquisitivo é diferente e isso poderia contaminar os resultados. Assim, um procedimento bastante utilizado para se evitar equívocos é a amostragem aleatória, obtida de tal modo que todos os indivíduos de uma população tenham igual probabilidade de serem amostrados. Se a população for constituída por classes (ou estratos), devemos nos certificar de que amostramos indivíduos de cada estrato. Por exemplo, se uma população é composta por animais dominantes e submissos e a coleta de dados depende de captura dos indivíduos, corremos o risco de coletar preferencialmente os submissos, pois esses geralmente são mais vulneráveis. Devemos, então, nos certificar de não estarmos amostrando somente submissos na hierarquia social, pela maior facilidade na hora da coleta.

Amostras relacionadas e não relacionadas

Amostras relacionadas são aquelas cujas respostas são dependentes entre si. Geralmente elas ocorrem quando os mesmos animais são amostrados duas ou mais vezes. Como exemplo citamos o registro do comportamento num mesmo indivíduo antes e após um estresse, ou em presença e ausência de fêmeas. São amostras relacionadas também aquelas nas quais um comportamento não pode ocorrer simultaneamente a outro. Suponha que numa situação de competição alimentar dois peixes (macho e fêmea) recebam 10 peletes de ração. Nenhum deles ficará saciado apenas com esses peletes, de forma que irão competir por eles e, nesse caso, o que um peixe come depende do quanto o outro comeu. Assim, a quantidade de ração ingerida pela fêmea será dependente do que o macho comeu e vice-versa. O fato de um dado afetar o outro implica na condição de dependência. Da mesma forma, em estudos sobre tomada de decisão, ao fazer uma escolha, fica implícita a não ocorrência da outra no mesmo momento, resultando daí a condição de dados relacionados.

Por outro lado, amostras não relacionadas são aquelas cujas respostas não interferem umas nas outrasIsto é comum nos casos nos quais os resultados podem ser afetados quando o animal passa por mais de um procedimento. Por exemplo, Gonçalves-de-Freitas (1999) testou o efeito da presença de fêmeas sobre o desenvolvimento gonadal do macho dominante na tilápia-do-Nillo. Esses animais foram mortos ao final do experimento para que as gônadas fossem retiradas e seus estádios de desenvolvimento avaliados. Então, esse trabalho não poderia ser feito comparando-se a condição do macho antes e após o contato com as fêmeas; portanto,

foram necessários dois grupos independentes, o grupo com presença de fêmeas e o grupo com ausência delas. Qualquer que fosse o resultado do desenvolvimento gonadal dos animais no primeiro grupo, em nada afetaria o resultado dos animais do outro grupo, pois são completamente independentes.

Dados com Distribuição Normal ou Não-normal

Em termos simplificados, os dados que apresentam distribuição normal são aqueles com preponderância de valores em torno da média e com progressiva redução em direção aos limites extremos de uma escala de valores (Zar 1999, Ha & Ha 2007). Os dados que não apresentam essa distribuição são chamados não-normais. A distribuição normal é um dos principais critérios para decidir entre a utilização de testes paramétricos ou não-paramétricos (Lehner 1996, ver adiante). Na realidade, os testes estatísticos partem de pressupostos sobre a variável, sendo um deles a sua distribuição (normal ou não-normal). Portanto, não se pode usar um teste que admite um tipo de distribuição para avaliar uma variável que apresenta outra forma de distribuição.

Homogeneidade de Variâncias

Os indivíduos de uma população apresentam uma variação inerente, que pode ser medida calculando-se a variância (Ha & Ha 2007). Para definir o teste estatístico a ser utilizado, é preciso conhecer como é a variação dos dados em torno da média entre os tratamentos testados. Se a variância for semelhante entre as amostras, dizemos que há homogeneidade (variância homogênea = homocedástica). Isso significa, por exemplo, que se temos duas ou mais amostras (tratamentos), a variâncias de cada uma estima a mesma variância da população (Zar 1999). Quando as variâncias não são homogêneas, as amostras são chamadas de heterocedásticas.

Testes Paramétricos e Não Paramétricos

Os testes paramétricos são utilizados para comparar amostras de variáveis contínuas quando a distribuição dos dados é normal e a variância é homocedástica.Quando uma dessas condições está ausente, utilizamos testes não-paramétricos. De acordo com Lehner (1996) e Siegel e Castellan Jr. (2006), análises não paramétricas devem ser utilizadas também quando o número de réplicas for pequeno pois, nesse caso, não é possível testar se os dados apresentam ou não

distribuição normal. No entanto, é comum encontrarmos na literatura análises paramétricas para comparação de amostras com número reduzido de réplicas. Certamente isso ocorre porque os dados seguiram aos outros critérios citados (distribuição normal e homocedasticidade).

Os dados obtidos nos estudos do comportamento animal muitas vezes não satisfazem aos critérios para utilização de testes paramétricos devido à grande variação dos dados. Embora nesses casos possamos analisar os dados com os testes não-paramétricos, podemos também transformar esses dados para tornar a distribuição normal e homogeneizar a variância. Três formas de transformação são utilizadas (Sokal & Rohlf 1995, Quin & Keogh 2002):

- Raiz quadrada [$x^{1/2}$ ou, se algum valor for zero, $(x+0,5)^{1/2}$].
- Transformação logarítmica ($\log_{10}(x)$, ou $\log_{10}(x+1)$ se algum valor for zero).
- Transformação arcoseno ($2\text{arcsen}.x^{1/2}$, onde x é a porcentagem de aparecimento de um determinado caracter num total definido)

Dados de frequência, por exemplo, podem ser transformados pelas 2 primeiras formas. Porém, a transformação usando arco-seno deve ser utilizada para porcentagem (ver Quin & Keogh 2002) .

Analisando os Dados

Alguns passos são sugeridos a seguir para a análise dos dados, mas não serão discutidos os fundamentos de cada teste estatístico, os quais podem ser encontrados detalhadamente em obras específicas sobre estatística. Quando analisamos os resultados devemos levar em conta a etapa de planejamento da pesquisa. Assim, enquanto algumas informações são obtidas após a coleta de dados, outras devem ser estabelecidas no planejamento do estudo.

1. Estabeleça que variáveis serão analisadas (latência, frequência, duração, níveis de hormônios, ganho de peso, número de filhotes etc.)
2. Estabeleça se irá utilizar comparação entre amostras (média ou mediana), se irá utilizar correlação ou testar proporções.

As análises estatísticas envolvem basicamente três tipos de inferências sobre amostras populacionais. Uma delas fornece informações comparativas entre grupos experimentais (ou grupos estudados), testando se eles são semelhantes ou diferentes entre si. O mesmo raciocínio pode ser feito para um mesmo grupo, quando comparamos o que acontece ao longo do tempo. Em ambos os casos é comum compararmos médias ou medianas. Suponha que queremos comparar o efeito da redução do nível de água sobre as interações agonísticas em alguma espécie de peixe. Suponha ainda que serão testados três níveis de água. Assim, podemos comparar a frequência média de eventos agressivos entre esses três grupos. No entanto, se quisermos acompanhar o ritmo de algum comportamento, estaremos comparando variáveis (média ou mediana) ao longo do tempo.

Por outro lado, podemos querer saber não apenas se grupos diferem entre si, mas como eles estão relacionados. Nesse caso, temos um segundo tipo de inferência que são as correlações (relação ou correspondência entre duas ou mais variáveis).

As correlações podem ser positivas ou diretas (quando uma variável oscila na mesma direção da outra) ou podem ser negativas ou inversas (quando uma variável oscila na direção contrária da outra). Por exemplo, o aumento da densidade populacional leva ao aumento das interações agonísticas em animais territoriais. Esse é um tipo de correlação direta, pois a variável interação agonística oscila na mesma direção da densidade populacional. Por outro lado, quanto mais um animal subordinado é atacado, menor será sua taxa de crescimento (já que o aumento de ataques recebidos aumenta o estresse social e reduz a energia disponível para ganho de peso). Nesse caso temos uma correlação negativa, pois a taxa de crescimento oscila na direção contrária dos ataques recebidos. Podemos ter correlações simples quando uma variável é associada a outra, ou correlação múltipla, quando uma variável é associada a 2 ou mais variáveis, ou ainda, quando um conjunto de variáveis é associado a outro conjunto.

Como visto no capítulo 2, sempre que houver uma ação causal de uma variável sobre outra haverá correlação, porém nem sempre a existência de correlação implica em relação causal. Volpato (2007) apresenta o seguinte exemplo: o aumento de bebidas alcoólicas é correlacionado positivamente com o número de igrejas de uma cidade. No entanto, esses eventos não têm relação de causa e efeito, pois a causa desses aumentos é um terceiro fator, o crescimento populacional. Assim, devemos tomar certo cuidado ao interpretarmos e concluirmos sobre resultados provenientes de correlações. Apesar dessa possibilidade, os testes de correlação são excelentes ferramentas para

analisar o comportamento animal.

Um terceiro tipo de inferência estatística não está associado aos valores de tendência central (média, moda e mediana), mas à frequência com que cada variável (ou fenômeno) ocorre num total definido, comumente usado em variáveis qualitativas. Por exemplo, suponha que queremos saber se uma determinada espécie de gavião apresenta preferência pelo pé que usará para manipular a presa (preferência pedal). Haverá duas possibilidades para esse comportamento, pé direito e pé esquerdo. A frequência de animais que utilizaram um dos pés será indicada e comparada por análise de proporções. Isso significa que iremos comparar se a proporção de animais que utiliza preferencialmente pé esquerdo ou pé direito difere na população. Como outro exemplo, Gonçalves-de-Freitas e Ferreira (2004) estudaram se machos dominantes do peixe tilápia-do-Nilo acasalavam primeiro com fêmeas dominantes. As possíveis respostas foram "sim" e "não" e a proporção de machos que acasalaram com dominantes foi comparada com a proporção de machos que acasalaram com fêmeas não dominantes.

Os exemplos citados são relacionados às variáveis dicotômicas (com 2 categorias), mas testes de proporções também podem ser utilizados quando o número de categorias é maior que 2. Por exemplo, proporção de destros, canhotos e ambidestros numa população. Uma outra forma de analisar os dados é quando cada categoria pode estar associada a outra. Por exemplo, podemos querer saber se existe diferença na proporção de destros e canhotos entre machos e fêmeas. Assim, são duas categorias (macho e fêmea) que apresentam duas possibilidades (destro e canhoto). Esse caso é conhecido como tabela de contingência 2 x 2 (Zar 1999). Em resumo, os testes de proporções avaliam se a diferença encontrada nas proporções é casual ou não.

3. Defina o número de amostras (ou grupos experimentais) que serão comparados.

Podemos ter duas amostras, por exemplo, quando comparamos o tempo de auto-limpeza em machos e fêmeas de um determinado felino. Macho é um grupo, fêmea é outro. Mas se quisermos fazer comparações entre machos adultos, fêmeas adultas e filhotes, teremos três grupos de dados (ou três amostras). A nomenclatura estatística refere-se a esses grupos como 2 amostras ou K amostras (mais que 2). Essa informação é importante no momento da escolha do teste estatístico (veja adiante).

4. Verifique se as amostras são relacionadas ou não.

Alguns delineamentos não permitem que os mesmos animais sejam utilizados

em mais de um momento (como citado anteriormente). Porém, em alguns casos isso é possível e desejável. De acordo com Volpato (2007), se a variável em estudo apresentar grande variação entre os indivíduos numa mesma condição, isso poderá camuflar diferenças significativas quando comparamos os grupos. Nesse caso, devemos optar por amostras relacionadas, porque os testes estatísticos específicos consideram a variação dentro de cada par de dados, o que não ocorre com testes para amostras não relacionadas, os quais consideram cada grupo independentemente, não levando em conta a variação de forma pareada.

Além disso, em casos onde é possível optar, são preferíveis amostras relacionadas do que as não relacionadas porque o número de animais utilizados pode ser reduzido à metade. Por exemplo, é perfeitamente viável medir os níveis de cortisol plasmático em animais submetidos a um determinado estressor. Podemos utilizar dois grupos independentes (um "com" e outro "sem o estressor") e compará-los ao final de um determinado período de tempo. Por outro lado, podemos comparar o cortisol nos mesmos animais "antes" e "após" a aplicação de um estressor. Nesse caso, serão aplicados testes para amostras relacionadas (dependentes). Esse procedimento permite que a resposta de cada animal seja ponderada pela sua condição anterior à imposição experimental (estressor). Com isso, reduz-se os efeitos da variabilidade individual no experimento. Outra consequência do delineamento com amostras dependentes é que permite usar menor número de animais. Dependendo da situação investigada, ou do animal estudado, o número de animais passa a ser uma restrição importante. O uso de amostras dependentes reduz pela metade o número de animais a serem usados. Assim, além de solucionar a variabilidade dos dados, as amostras dependentes também auxiliam na determinação do tamanho da amostra.

5. Verifique se existem dados discrepantes (*outliers*) no conjunto de dados. Dados discrepantes são valores que estão fora do intervalo "média ± 2 x desvio padrão", abaixo do intervalo "Quartil inferior - 1.5(Quartil superior – Quartil inferior)" ou acima do intervalo "Quartil superior - 1.5(Quartil superior – Quartil inferior)" (Hoaglin *et al*. 1986). Esses *outliers* podem representar indivíduos que se comportam diferentemente dos demais numa amostra por vários motivos, como decorrentes de alguma patologia ou de diferentes experiências prévias. Esses dados devem ser excluídos da amostra, pois a manutenção deles aumenta a variância, o que pode levar à falsa aceitação da hipótese de nulidade (H_0 = não há diferença entre as médias ou medianas). Como a

estatística procura padrões dentro das populações, retirá-los da amostra antes de aplicar os testes faz com que o conjunto de dados se torne mais homogêneo e melhor represente a população. Isso não significa que os *outleirs* devam ser ignorados. Eles podem ser discutidos e *devem* ser apresentados nos resultados (vide exemplo em Giaquinto & Volpato 1997, Bayley *et al*. 2000). Assim, a média dos dados sem o *outlier* e a apresentação do(s) valor(es) *outlier* descrevem e representam da melhor forma a população em estudo (Volpato 2007).

6. Verifique se os dados apresentam distribuição normal e se as variâncias são homogêneas.

Os testes de Kolgomorov-Smirnov e o teste W de Shapiro Wilk são alguns exemplos de testes utilizados para verificar a normalidade das amostras (Sokal & Rolph 1995, Zar 1999), sendo o segundo considerado por Zar (1999) como de maior força em relação ao primeiro. Já a homogeneidade das variâncias pode ser testada pelo teste de Bartlet (Zar 1999) ou pelo teste F_{MAX} (Lehner 1996, Ha & Ha 2007). O resultado desses testes irá definir se devemos usar testes paramétricos ou não paramétricos. Se os dados apresentarem distribuição não normal e heterocedasticidade, ainda é possível transformá-los (como citado anteriormente) para a utilização de testes paramétricos.

Diante dessas informações é possível escolher um teste estatístico adequado. Para isso, veja um resumo na tabela 3.

Tabela 3. Resumo de testes estatísticos que podem ser utilizados nas análises de dados em comportamento animal.

Análise de tendência central (média ou mediana)				
	Paramétrica[1]		*Não Paramétrica*[2]	
	Amostras relacionadas	**Amostras não relacionadas**	**Amostras relacionadas**	**Amostras não relacionadas**
2 amostras	Teste t de Student pareado (ou para amostras relacionadas)	Teste t de Student não pareado (ou para amostras não relacionadas)	Teste de Wilcoxon Teste do sinal (*Sign Test*)	Teste U de Mann-Whitney Teste de Kolmogorov-Smirnov para 2 amostras
Mais de 2	Análise de variância	Análise de Variância	ANOVA de	Teste de Kruskal-

amostras	para medidas repetidas (ANOVA)	(ANOVA)	Friedmann	Wallis

Análise de Correlação

	Paramétrica	**Não Paramétrica**
Correlações Simples	Teste de Pearson	Teste de Spearman

Testes de Proporções

Comparação dentro de 1 amostra	Teste Binomial Teste de Goodman Qui-quadrado
Comparando 2 variáveis (Tabelas 2 x 2)	Teste Exato de Fisher Qui-quadrado Teste Multinomial Teste de Goodman
Comparando mais que 2 variáveis	Qui-quadrado Teste Multinomial Teste de Goodman

[1]Análise paramétrica compara médias.

[2]Análise não paramétrica compara medianas.

Se a análise escolhida for a análise de variância (ANOVA), significa que serão comparadas ao menos três amostras independentes ou dependentes (ANOVA para medidas repetidas). Nesse caso, se aparecer significância estatística significa que há diferença entre ao menos duas amostras. Mas, para saber quais amostras diferem entre si, é necessário aplicar um teste para comparações múltiplas (*post hoc test*), que irá comparar os grupos e apontar onde estão as diferenças. O teste de Tukey, de Schefeé, de Newman-Keuls e o Teste de Mínima Diferença Significativa (LSD *test*) são exemplos de testes para comparações múltiplas. Todos podem ser utilizados e diferem quanto à sua robustez (Tukey é mais robusto do que LSD e por isso tem sido preferido), mas qualquer um pode ser utilizado (Zar 1999). Testes de comparações múltiplas também são utilizados nos testes não paramétricos. Se o teste utilizado for Kruskal-Wallis, as comparações podem ser feitas pelo teste de Dunn, que equivale ao Tukey, e para ANOVA de Friedman é utilizado o teste de Dunnet (Zar 1999, Callegari-Jaques

2004).

Os testes de proporções referidos na tabela podem ser utilizados em algumas condições. De acordo com Callegari-Jacques (2004), o teste mais utilizado é o do Qui-quadrado. Mas esse teste só pode ser utilizado com frequências absolutas e nenhuma frequência deve ser inferior a 5 (Zar 1999). Callegari-Jacques (2004) reporta ainda que o número de amostras não deve ser inferior a 25. Assim, no caso onde não seja possível utilizar o teste do Qui-quadrado, utiliza-se os outros testes citados.

Obviamente existem vários testes estatísticos além dos que estão expostos neste capítulo, como exemplo, os testes multivariados, que são aqueles que analisam a interação de vários fatores num mesmo fenômeno (Zar 1999, Volpato 2007). Porém, o resumo apresentado aqui pode resolver problemas básicos em muitos estudos de comportamento animal.

Interpretando os Dados

O resultado da análise estatística de nada vale se não houver um estudioso do comportamento para interpretar biologicamente os resultados. Para isso é necessário ter um bom conhecimento sobre a espécie que se está estudando, que órgãos sensoriais ela utiliza, como é o ambiente onde vive e como é sua história filogenética. Além disso, é muito importante um conhecimento atualizado e amplo sobre o assunto estudado, isto é, não basta conhecer o fenômeno apenas na espécie estudada, é necessário comparar com outras espécies. Às vezes basta um conhecimento sólido sobre o grupo estudado, por exemplo, teleósteos, ou ainda sobre uma família desse grupo. Porém, algumas revistas, como a Animal Behaviour, exigem que os artigos não sejam limitados a um único grupo animal. As conclusões devem estar associadas a teorias gerais e ser o mais abrangente possível. Assim, esse aspecto deve ser levado em conta, não só no momento da interpretação biológica dos dados, mas também no momento de definições dos objetivos. Essa postura reforça o que entendemos por ciência do comportamento (vide capítulo 2).

ÉTICA NO ESTUDO DO COMPORTAMENTO ANIMAL

Estudar o comportamento animal envolve manipulações que podem culminar em sofrimento, dor, estresse ou ao menos algum tipo de desconforto para o animal estudado, principalmente quando os procedimentos utilizam métodos invasivos. Assim,

realizar pesquisas pautadas em procedimentos éticos significa utilizar métodos que reduzam o estresse, evitem dor, desconforto e assegurem o bem-estar mínimo aos animais estudados (vide capítulo 13).

Várias sociedades e conselhos científicos têm formulado diretrizes para posturas eticamente corretas no estudo do comportamento animal. Por exemplo, o Conselho Canadense para o Cuidado dos Animais (*Canadian Council of Animal Care*), possui um tratado de recomendações para os estudos envolvendo pesquisas com animais (Olfert *et al*. 1993), bastante difundido na América do Norte. Além desse, também há um conjunto de recomendações nos estudos sobre a dor (Zimmerman 1983). A Associação para o Estudo do Comportamento Animal (*Association for the Study of Animal Behaviour*), na Europa, e a Sociedade de Comportamento Animal (*Animal Behavior Society*), na América do Norte, produziram em conjunto um guia para o ensino e pesquisa em comportamento animal (*Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching*), publicado na revista *Animal Behaviour* V71, fasc.1, 2006). Os editores dessa e de outras revistas de renome internacional têm recusado artigos cujos procedimentos não seguem essas diretrizes. No Brasil, há uma lei que regulamenta o uso científico de animais (lei no. 11.794, de 8 de outubro de 2008. Além disso, as pesquisas experimentais devem ser aprovadas pleas Comissões de Ética na Experimentação Animal das Insituições de Ensino e Pesquisa. Sugerimos, também, que sejam conhecidos os preceitos do Colégio Brasileiro de Experimentação Animal (www.cobea.gov.br). A seguir, listamos algumas das medidas éticas que devem ser respeitadas pelos cientistas para redução de desconforto e valorização da vida animal.

- Utilizar anestésicos antes de vários tipos de manipulações (pesagem, medidas, cirurgias, marcação) e também no momento de eutanásia dos animais.
- Utilizar métodos adequados de manutenção: evitar superpopulação; manter corretos o ciclo de luz, temperatura, umidade, oferta de água, alimentação e outras variáveis próprias da espécie; oferecer refúgio sempre que possível; evitar manter presas e predadores em locais próximos.
- Treinar técnicas cirúrgicas para evitar mortes inúteis de animais.
- Habituar os animais ao tratador e ao observador, atenuando os efeitos do estresse.
- Se possível, utilizar alternativas como modelos e simulação em computadores.

- Utilizar, sempre que possível, as marcas naturais para identificar os indivíduos ao invés de métodos invasivos (inclusão de chips, corte nos lobos auriculares ou caudas de peixes).
- Evitar qualquer método que potencialmente possa provocar dor, mesmo que não seja ainda clara a comprovação científica de que o animal em estudo sente dor.
- Escolher um número mínimo de animais, suficiente para garantir a boa qualidade das conclusões do estudo. Isso pode ser obtido por meio de delineamentos bem elaborados, utilização de testes com amostras relacionadas e utilização de testes estatísticos adequados.

REFERÊNCIAS

Alcock J. 2009 *Comportamento Animal. Uma abordagem evolutiva*. Porto Alegre. Artmed Editora S.A.

Altmann J. 1974. *Behaviour* 49: 227-267.

Bayley J, Alanärä A, Brännäs E. 2000. Methods for assessing social status in Arctic charr. *Journal of Fish Biology* 57: 258-61.

Campbell DLM, Weiner SA, Starks PT, Hauber ME. 2009. Context and control: behavioural ecology experiments in the laboratory . *Annales Zoologici Fennici* 46: 112-123.

Callegari-Jaques SM. 2004. *Bioestatística. Princípios e Aplicações.* Porto Alegre: Artmed Editora S/A.

Centeno AJ. 1999. *Curso de Estatística Aplicada à Biologia*. Goiânia: Editora da Universidade Federal de Goiás.

Giaquinto PC, Volpato GL. 1997. Chemical communication, aggression, and conspecific recognition in the fish Nile tilapia. *Physiology and Behavior* 62: 1333-8.

Gonçalves-de-Freitas E. 1999. Investimento reprodutivo e crescimento em machos de tilápia-do-Nilo. *Tese de doutoramento*. Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu, SP.

Gonçalves-de-Freitas E, Ferreira AC. 2004. Female social dominance does not establish mating priority in Nile tilapia. *Revista de Etologia* 6: 33-7.

Griffin DR. 1992. *Animal Minds*. Chicago: The University of Chicago Press.

Guedes NMR. 1993. Biologia reprodutiva da arara azul *Anodorhyncus hyacinthinus* no Pantanal – MS, Brasil. *Dissertação de Mestrado*. ESALQ, Piracicaba, SP.

Ha RR, Ha JC. 2007. *Integrative statistics for behavioral sciences.* Boston: Pearson Custom Publishing.

Hoaglin DC, Iglewicz B, Tukey JW. 1986. Source performance of some resistant rules for outlier labeling. *Journal of the American Statistical Association* 81: 991-999.

Lehner PN. 1996. *Handbook of Ethological Methods*. London: Cambridge University Press.

Martin P, Bateson P. 2007. *Measuring Behaviour*. London: Cambridge University Press.

McDonell SM, HAviland JCS. 1995. Agonistic ethogram of the equid bachelor band. *Applied Animal Behaviour Science* 43: 147-188.

Mendes FDC, Ades C. 2004. Vocal sequential exchanges and intragroup spacing in the Northern Muriqui *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 76: 399-404.

Munro AD, Pitcher TJ. 1985. Steroid hormones and agonistic behaviour in a cichlid teleost, *Aequidens pulcher*. *Hormones and Behavior* 19:353-371.

Noldus LPJJ, Trienes RJH, Hendriksen AHM, Jansen H, Jansen RG. 2000. The Observer video-Pro: new software for the collection, management, and presentation of time-structured data from videotapes and digital media files. *Behavior Research Methods, Instruments and computers*, 32: 197-206.

Olfert ED, Cross BM, McWilliam AA. 1993. *Guide to the Care and Use of Experimental Animals*. Ottawa: Canadian Council on Animal Care.

Oliveira RF. 2004. Social modulation of androgens in vertebrates: mechanisms and function. *Advances in the Study of Behavior* 34: 165-239.

Ottoni EB. 2000. EthoLog 2.2: a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers* 32: 446- 9.

Quin GP, Keough MJ. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. London: Cambridge University Press.

Ridley M. 1995. *Animal Behavior*. Boston: Blackwell Scientific Publications.

Rossa-Feres DC, Romero GQ, Gonçalves-de-Freitas E, Feres RJF. 2000. Reproductive behavior and seasonal occurrence of *Psecas viridipurpureus* (Salticidae, Araneae). *Revista Brasileira de Biologia* 60: 221-8.

Rose JD. 2002. The neurobehavioral nature of fishes and the question of awareness and pain. *Fisheries Sciences* 10: 1-38.

Schimidek WR, Negrão N, Nishida SM, Vieira R. 1983. An inexpensive event recorder for continuous behavioral recording. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 16: 161-4.

Schmidek WR, Nishida SM, Pinto CMH, Schmidek M. 1991. Diferenças individuais no comportamento de roedores. *Biotemas* 4: 53-61.

Schlinger BA, Palter B, Callard GV. 1987. A method to quantify aggressiveness in Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). *Physiology and Behavior* 40: 343-8.

Siegel S, Castellan Jr. N. 2006. *Estatística Não-Paramétrica para Ciências do Comportamento*: Porto Alegre, Artmed Editora S.A.

Sneddon LU. 2003. The evidence for pain in fish: the use of morphine as an analgesic. *Applied Animal Behaviour Science* 83: 153-62.

Sokal RR, Rohlf FJ. 1995. *Biometry*. New York: WH Freeman and Company.

Sousa MBC, Albuquerque ACSR, Araújo A, Albuquerque F, Yamamoto ME, Arruda MF. 2005. Behavioral strategies and hormonal profiles of dominant and subordinate common marmoset (*Callithrix jacchus*) females in wild monogamous groups. *American Journal of Primatology* 67: 37-50.

Teresa FB, Gonçalves-de-Freitas E. 2003. Interação Agonística em *Geophagus surinamensis* (Teleostei, Cichlidae). *Revista de Etologia* 5: 121-6.

Tinbergen N. 1963. On aims and methods of Ethology. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, 20: 410-43.

Tinbergen N. 1951. *The Study of Instinct*. New York: Oxford University Press.

Trewavas E. 1982. Generic groupings of Tilapiini used in aquaculture. *Aquaculture* 27: 79-81.

Volpato GL. 2007. *Ciência: da Filosofia à Publicação*. São Paulo: Cultura Acadêmica Editora.

Página: 85Yamamoto ME, Box HO, Albuquerque FA, Miranda MFA. 1996. Carrying behaviour in captive and wild marmosets (*Callithrix jacchus*): a comparison between two colonies and a field site. *Primates* 37: 295-302.

Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. New York: Prentice Hall.

Zimmerman M. 1983. Ethical guidelines for investigations of experimental pain in conscious animals. *Pain* 16: 109-10.

Capítulo 4

CAUSAS PRÓXIMAS E CAUSAS DISTAIS NA COMPREENSÃO DO COMPORTAMENTO ANIMAL

Renata Gonçalves Ferreira

rgf27br@yahoo.com.br

Departamento de Fisiologia, Centro de Biociências

Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, RN, Brasil

Este capítulo irá discutir o ABCDEF (**A**nimal **B**ehavior: **C**ause, **D**evelopment, **E**volution and **F**unction) para o estudo do comportamento animal. Ou, conjuntamente, os fatores proximais (causa e desenvolvimento) e os fatores distais ou últimos ou finais (evolução e função) que respondem a pergunta: "Por que um/o animal *x* se comporta da forma *y*?". Trata-se de uma distinção didática, mas ao mesmo tempo fundamental e conciliadora na área da Etologia, tendo sido proposta por Tinbergen em 1963 no artigo, agora clássico, *On Aims and Methods in Ethology*. M.S.Dawkins (1989) compara os quatro porquês de Tinbergen com as quatro patas de um cavalo, discutindo que, sem a compreensão dos quatro fatores, nossa interpretação sobre o comportamento animal é manca. Para que o leitor possa apreciar a importância desta distinção conciliadora irei retomar, brevemente, o debate cientifico que precedeu a publicação deste artigo. Em seguida irei apresentar alguns exemplos das diferentes abordagens metodológicas que caracterizam as pesquisas voltadas a responder perguntas em cada uma das quatro perspectivas. Apesar de aparentemente simples e auto-explicativo, é comum encontrar erros nas respostas dos alunos, quando são apresentados exemplos de comportamentos e requisitados que sejam diferenciados os níveis de explicação (proximal ou distal) ou os 4-porquês (CDEF). Assim, este capitulo inclui também comentários sobre dificuldades observadas no aprendizado destes conceitos por alunos universitários. O capitulo é finalizado com uma discussão sobre o cuidado que deve ser tomado ao tentarmos afirmar: "este animal *x* se comporta de forma *y* porque..."

O DEBATE NATUREZA X CULTURA

Como apresentado no início deste livro (ver Yamamoto, capítulo 1 deste livro), a etologia (*do grego*: Ethos: lugar habitual; conduta; Logos: estudo) surge como ciência

na Europa, com a fundação da revista *Zeitschrift für Tierpsychologie* (*do alemão*: Jornal de Psicologia), em 1936, como resposta ao behaviorismo norte americano (Barfield 1997). Os behavioristas investigavam leis gerais para a apresentação dos diferentes comportamentos, testando algumas poucas espécies (normalmente ratos e pombos) em laboratório, e posteriormente, generalizando os padrões para as outras espécies. Os etólogos eram evolucionistas, e faziam duas críticas principais ao behaviorismo: defendiam que o comportamento não pode ser interpretado fora do ambiente natural do animal, e que as espécies carregam consigo uma tendência a se comportar de determinada forma, devido à sua herança evolutiva. Konrad Lorenz, a quem Nicholas Tinbergen (1963) atribui o título de pai da etologia moderna, considera que o comportamento deve ser visto tal como um órgão e, portanto, voltado para um fim específico, não sendo infinitamente plástico. Os behavioristas eram, em sua maioria, psicólogos ou médicos fisiologistas, enquanto os etólogos eram médicos com especialização em anatomia comparada ou zoólogos. Ou seja, os behavioristas exploravam o caráter aprendido e as diversas formas de aprendizado do comportamento, enquanto os etólogos enfatizavam os diversos aspectos não aprendidos do comportamento e sua semelhança inter-específica.

O behaviorismo e a etologia diferiam na abordagem lógica: o behaviorismo era dedutivo e a etologia, indutiva. O behaviorismo refutava a etologia argumentando que esta aceita acriticamente a teoria evolutiva, fazendo rapidamente afirmações não comprovadas acerca do valor de sobrevivência do comportamento, sua função vital, e estruturas (mentais ou corporais) envolvidas. A crítica da etologia ao behaviorismo era a de que a situação experimental criava um ambiente empobrecido, que só poderia levar à confirmação das hipóteses previamente postuladas. Esta diferença de pressupostos e métodos, com conclusões consequentemente diferentes, perdurou durante as décadas de

1935 a 1975, e ficou conhecido como o debate natureza x cultura (*nature* x *nurture* – Goodenough et al 2001, Bolhuis & Giraldeau 2008). Tinbergen (1963) dedica a primeira parte de seu artigo a esclarecer estas diferenças.

Apesar das divergências, ambos os lados eram contra a idéia vitalista (e da Gestalt) de que o todo é diferente da soma das partes, sendo defensores (e praticantes) de análises detalhadas de seqüências comportamentais (Hinde 2008). Assim, tanto behavioristas quanto etólogos eram mecanicistas e analíticos, e buscavam construir modelos para explicar os padrões comportamentais observados nos diferentes animais. Os termos usados por Lorenz em seus modelos (mecanismo liberador inato, estímulo disparador, padrão fixo de ação) refletem o caráter mecanicista da etologia da época. Ao mesmo tempo, alguns pesquisadores já viam pontos de conexão entre as abordagens, e alguns resultados já mostravam que nenhum dos dois extremos estava totalmente correto (ver Yamamoto, capítulo 1 deste livro). Por exemplo, os trabalhos de Garcia (1966, apud Alcock 2001) mostraram que nem tudo é condicionável no comportamento de ratos ou, dito de outra forma, que existem predisposições para aprender certas associações mais rapidamente que outras. Do outro lado, o próprio Lorenz já sabia da existência de janelas de aprendizado e estampagem no comportamento de animais selvagens (mas não admitia alças de *feedback* em seu modelo hidráulico para explicação do comportamento – como bem ressaltou Tinbergen 1963).

Em 1963, Nicholas Tinbergen publica na revista *Zeitschrift für Tierpsychologie* o artigo *On Aims and Methods in Ethology*. Um artigo conciliador que se tornou arcabouço teórico fundamental do estudo do comportamento animal contemporâneo. Acerca das diferenças com o behaviorismo ele afirma:

> “Pode não ser supérfluo salientar que o reconhecimento da existência de muitos caracteres de comportamento espécie-específico não implica necessariamente que esses caracteres são "inatos", no sentido de ontogeneticamente totalmente independentes do

> ambiente... A situação agora está mudando rapidamente. A "terra de ninguém" entre Etologia e Neurofisiologia está sendo invadida pelos dois lados. Enquanto etólogos estão a fazer progressos com a "descendente" repartição de fenômenos complexos, neurofisiologistas estão "ascendendo", alargando a sua investigação de fenómenos de complexidade maior do que era habitual há 20 anos." (p.414-415, Tinbergen, *On Aims and Methods in Ethology*, 1963).[22]

Tinbergen argumenta ainda que as diferentes perspectivas são complementares:

> "O estudo da causação é o estudo dos eventos anteriores, que pode ser mostrado que contribuiu para a ocorrência do comportamento ... e o estudante do valor de sobrevivência tenta descobrir se algum efeito do processo observado [o Comportamento] contribui para a sobrevivência, se sim, como a sobrevivência é promovida e se é melhor promovida pelo processo observado que por processos um pouco diferente ... ambos os tipos de trabalhadores estão, portanto, investigando as relações de causa e efeito, e a única diferença é que o fisiologista olha para trás no tempo, enquanto o estudante do valor de sobrevivência, por assim dizer, olha "para frente no tempo" (idem, p. 418).[23]

Partindo desta constatação, Tinbergen enumera as quarto questões a serem tratadas pela etologia moderna (a qual ele chama de biologia do comportamento): Causa, Desenvolvimento, Evolução e Função. Admitidamente, ele baseou estas quatro questões nas três questões principais da Biologia definidas por Julian Huxley, acrescentando a questão Desenvolvimento (Bolhuis & Giraldeu 2008). Esta não é uma contribuição pequena, visto que grande parte das divergências residia no fato do que

---

[22] "It may not be superfluous to stress that the recognition of the existence of many species-specific behaviour characters does not necessarily imply that these characters are "innate" in the sense of ontogenetically wholly independent of the environment... The situation is now changing rapidly. The "no-man's land" between Ethology and Neurophysiology is being invaded from both sides. While ethologists are making progress with the "descending" breakdown of complex phenomena, neurophysiologists are "ascending", extending their research to phenomena of greater complexity than was usual 20 years ago." (p.414-415, Tinbergen, *On Aims and Methods in Ethology*, 1963)

[23] "The study of causation is the study of preceding events which can be shown to contribute to the occurrence of the behaviour... and the student of survival value tries to find out whether any effect of the observed process contributes to survival, if so how survival is promoted and whether it is promoted better by the observed process than by slightly different processes... both types of workers are therefore investigating cause-effect relationships, and the only difference is that the physiologist looks back in time, whereas the student of survival value, so-to-speak, looks 'forward in time" (p.418, Tinbergen, *On Aims and Methods in Ethology*, 1963)

significa um comportamento inato ou adquirido, um comportamento instintivo ou aprendido. O autor explicitamente discorda desta distinção chamando-a de heuristicamente prejudicial. Finalmente, Tinbergen assemelha o desenvolvimento comportamental ao desenvolvimento embriológico das outras estruturas corpóreas, para o qual é incabível a separação inato-adquirido. Ele afirma que é durante o desenvolvimento de cada individuo o momento em que as forças evolutivas e ontogenéticas estão mais imbricadas, numa dinâmica que resulta em apresentação de comportamentos adequados na situação adequada.

Atualmente, estas quatro questões são agrupadas como fatores proximais (causa e desenvolvimento), pois ocorrem durante o tempo de vida do individuo em observação, e fatores distais, pois se referem à bagagem trazida (evolução) ou a qual bagagem será deixada (função) em outras gerações. Passemos, então, ao ABCDEF.

AB (*ANIMAL BEHAVIOUR*)

O comportamento de um animal pode ser definido como uma seqüência de contrações musculares padronizadas no tempo (Eibl-Eibesfeldt 1989). Nesta definição podem ser albergados comportamentos desde correr, voar e nadar, até o dormir, descansar ou hibernar. Entretanto, podem ser necessários maiores refinamentos na definição. Se o objetivo é estudar comportamentos "internos", tais como comportamento de digestão, gestação ou mesmo o comportamento de pensar, a seqüências mensuradas incluem as reações bioquímicas[24]. Se o comportamento é social pode ser necessária a resposta de outros indivíduos além do animal-focal ou de todo grupo (p. ex.: o comportamento de coalizão em macacos-prego, que, além dos

[24] A definição do que é um comportamento já levou a um debate que ficou conhecido como comportamentos abertos (overt) x comportamentos cobertos (covert). Atualmente, esta questão também já está resolvida.

movimentos de aproximar-se e emitir expressões faciais de agressão, depende da posição relativa de três ou mais indivíduos no espaço).

Como defendido por Tinbergen (1963), a definição do etograma (*do grego*: ethos: lugar habitual, conduta; -grama: equivalente de gramato: letra, escrito, peso) é o passo inicial de qualquer estudo do comportamento. Apesar de 50 anos passados desde a publicação de Tinbergen, um etograma básico para a maioria das espécies ainda não está publicado, fato possivelmente devido às dificuldades práticas de coleta de dados em campo. Entretanto, mesmo para as espécies que têm um etograma conhecido, é praxe incluir, na sessão de métodos das publicações, definições precisas sobre o(s) comportamento(s) em análise. O capítulo de Freitas e Nishida deste livro discute os principais cuidados para construção e análise de etogramas.

C (CAUSA)

Os estudos da causa do comportamento referem-se ao estudo do próprio mecanismo físico-químico, desde a ativação de diferentes genes e suas cadeias bioquímicas, até a percepção do estímulo por diferentes receptores, sua transmissão por diferentes nervos, integração no sistema nervoso central, e emissão das contrações musculares que levarão a apresentação do padrão comportamental em estudo. Assim, trabalham neste nível de análise as áreas de genética comportamental, neuroetologia, fisiologia sensorial, cronobiologia, endocrinologia comportamental e ecologia sensorial, entre outras (Bolhuis & Giraldeau 2008).

Alguns exemplos de estudos neste nível de análise são clássicos, e podem ser encontrados em vários livros de comportamento animal (Mann & Dawkins 1998, Alcock 2001, Goodenough *et al.* 2001, Scott 2005). Um deles é o comportamento de abelhas ao retirar a capa de um favo e remover de dentro do favo uma pupa morta. Este

comportamento visivelmente elaborado é controlado por apenas dois genes: o gene U (de *uncap*) e o gene R (de *remove*). Quando uma abelha é homozigota recessiva para ambos os genes (uurr) o comportamento de limpeza do favo é apresentado em sua forma completa. Quando a abelha é heterozigota Uurr, ela não remove a capa, mas se encontrar um favo aberto ela retira a pupa morta de dentro. Quando a abelha é heterozigota uuRr, ela retira a capa do favo mas não remove a pupa. Quando ela é UuRr ou UURR, ela não realiza nenhum dos dois comportamentos. Este exemplo é bastante utilizado por ser didático e seguir um padrão de herança mendeliana de um gene e dois alelos com dominância completa (tal como os experimentos com ervilhas de Mendel).

São inúmeros os estudos de genética comportamental, muitos deles envolvendo traços mendelianos com 3 ou mais alelos, efeitos pleiotrópicos, epistáticos e padrões de ativação/inativação gênica mais elaborados[25]. Por exemplo, estudos realizados sobre o comportamento sexual de opiliões (Arachnida: Opillione) no Parque Estadual Carlos Botelho em São Paulo, mostram que os machos podem existir em dois morfos: um maior, que defende as fêmeas durante o período de acasalamento, e um menor, que realiza cópulas fortuitas com as fêmeas. Análises genéticas mostraram que os machos não diferem em seus programas genéticos, apenas na expressão gênica, a qual parecer estar vinculada à alimentação da ninfa antes da muda, e à densidade populacional (Buzzato *et al.* 2010).

A área de fisiologia sensorial oferta vários exemplos em que toda a rota entre a percepção do estimulo por um neurônio receptor, integração sensorial, até a contração muscular que resulta no padrão comportamental está traçada. Um exemplo clássico é a descrição de como apenas dois neurônios receptores diferentes (localizados na membrana timpânica abaixo de cada asa da mariposa) com diferentes potenciais de

[25] Pleiotropia ocorre quando um único gene afeta muitos traços fenotípicos. Epistasis ocorre quando a expressão de um gene é modificada pela presença de outro gene.

ação, estão envolvidos no complicado comportamento de fuga deste animal. O neurônio tipo A1 reage a baixas intensidades de ultra- sons, e estimula a contração dos músculos do vôo. Já o neurônio tipo A2, reage a altas intensidades de ultra-sons, e paralisa a contração dos músculos do vôo. Assim, quando o morcego predador está distante, a intensidade do som percebida é fraca, e o neurônio A1 estimula a aceleração do vôo, causando o afastamento da mariposa. Quando o morcego está próximo (menos de 3 metros), o receptor A2 provoca a paralisação dos músculos, causando um movimento errático, ou a queda da mariposa, que se esconde no solo (ver descrição detalhada em Alcock 2001). Ewert (2008) apresenta outros exemplos de como o componente bombykol presente no feromônio de fêmeas ativa os receptores nos pêlos das antenas de machos, sendo suficiente para desencadear o comportamento de corte de diversas espécies de insetos. O autor também mostra como pequenas diferenças na concentração de bombykol e no potencial de ação impedem a cópula entre machos e fêmeas de diferences espécies. Jaffé *et al.* (2007) mostram como uma escolha intra-específica de fêmeas pelos machos está relacionada com a concentração de voláteis nos feromônios e o potencial de ação dos receptores dos machos em diferentes condições físicas. Por fim, já foi mapeado que o comportamento de postura de ovos em lesmas do mar (*Aplysia*) envolve a ação de 11 proteínas sintetizadas por um único gene com apenas 217 pares de base[26] (Scott 2005)!

Estes exemplos, entretanto, não devem ser entendidos como provas de que todo comportamento complexo pode ser explicado por apenas um ou dois genes ou neurônios. A fisiologia sensorial busca determinar as estruturas neurais que correspondem aos mecanismos perceptuais, aos mecanismos de controle central e integração, e aos mecanismos motores do comportamento. Estes geralmente são

[26] Os genes podem ser compostos por milhares de pares de base, havendo inclusive as notações kb (= kbp) = kilo pares de base = 1,000 bp, Mb = mega pares de base = 1,000,000 bp, Gb = giga pares de base = 1,000,000,000 bp.

compostos por vários neurônios que se sobrepõem e se diferenciam a depender do comportamento em análise, sendo parte do trabalho do pesquisador modelar o que Ewert (2008) chama de algoritmo combinatório que integra os inputs sensoriais (externos e internos) e resulta num output comportamental efetivo.

A complexidade de causa comportamental é bem exemplificada pelos estudos em cronobiologia e endocrinologia comportamental. Na cronobiologia, os exemplos clássicos mostram como o ritmo circadiano dos comportamentos de atividade e inatividade envolve reações químicas com alças de feedback de proteínas codificadas por pelo menos 06 genes diferentes (‘*period’, ‘timeless’, ‘clock’, ‘cycle’, ‘doubletime’ e ‘tau’*), que são ativados e desativados por pistas luminosas no ambiente (Goodenough *et al.* 2001). Na área de endocrinologia comportamental os exemplos clássicos referem-se a ação da testosterona e do estradiol no comportamento de canto de pássaros ou amplexo no sapos (Bolhuis 2008). Um trabalho sobre cuidado maternal mapeou como cheirar o filhote ativa o gene *fosB* no hipotálamo, que posteriormente ativa o gene *oxt* no cérebro de ratas, que passam a sintetizar oxitocina desencadeando comportamento de apego e cuidado aos filhotes. Ratas impedidas de cheirar o filhote (por danos no órgão vomeronasal) não apresentaram comportamento de cuidado (Goodenough *et al.* 2001)[27].

Uma dificuldade comum dos alunos é não “visualizar” as cadeias bioquímicas que vão do gene à proteína (estrutural ou reguladora) ou da recepção do estímulo e sua integração neuroendócrina à contração muscular. Outra dificuldade é imaginar que o gene ou a presença de estímulo no ambiente funcionam como uma tomada, que liga e desliga um comportamento de forma binária. Neste caso, os conceitos de fatores contínuos e análises multivariadas precisam ser trabalhados para superar esta concepção espontânea dos alunos.

[27] Para uma revisão didática sobre a neuroendocrinologia do apego e do amor, ver Carter, 1998.

D (DESENVOLVIMENTO)

Segundo Bolhuis (2008), ao inserir a questão do desenvolvimento como fundamental para o estudo do comportamento, Tinbergen foi bastante influenciado pelos trabalhos do embriologista escocês Conrad Waddington, em particular os conceitos de canalização e paisagem epigenética. Basicamente, estes conceitos significam que dentro das condições típicas de desenvolvimento, as formas de divisão e multiplicação celular serão canalizadas, seguindo padrões relativamente fixos e previsíveis nos embriões de uma mesma espécie. A paisagem epigenética inclui desde a folhagem onde a fecundação externa ocorre ou, se fecundação interna, o oviduto, até a composição bioquímica do ambiente intracelular do embrião. A metáfora da paisagem (com vales e montanhas) e do desenvolvimento como uma bola rolando sobre a paisagem buscava realçar a homeostase de desenvolvimento, indicando que pequenas variações ambientais não fariam "a bola subir a montanha e passar para o outro lado", ela tenderia a voltar para o vale, e apenas grandes variações ambientais conseguiriam produzir aberrações (lembrando que Waddington referia-se a embriologia, ou neste caso, à teratologia).

Atualmente, os pesquisadores do desenvolvimento comportamental estudam as mudanças no comportamento e nos mecanismos subjacentes desde a concepção até a morte dos indivíduos. As análises podem ser feitas a partir de duas perspectivas: de dentro para fora e de fora para dentro.

Numa análise de dentro para fora verifica-se como as próprias cadeias bioquímicas vão sendo alteradas devido à concentração de seus produtos e co-ação das diversas alças de feedback positivo e negativo. Assim, verifica-se que o organismo não é o mesmo ao longo do tempo. Poucas primeiras células totipotentes (as famosas células

tronco) dão origem a células pluripotentes (as camadas germinativas) e em seguida tornam-se células diferenciadas nos diversos tecidos e órgãos, apesar de todas elas terem o mesmo programa genético. Esta diferenciação deve-se a diferenças mudanças na composição bioquímica das células. O ambiente hormonal também não é o mesmo ao longo do desenvolvimento, assim como existem modificações na rede neural presente no organismo ao longo de sua vida. Tendo em vista o discutido no item anterior, uma vez que a maquinaria do comportamento (o substrato físico-químico do organismo) se modifica, pode-se inferir que mudam as propensões (ou probabilidades estatísticas de reações físico-químicas) para o organismo reagir de uma ou outra forma aos estímulos ambientais.

De fato, diferenças comportamentais ao longo do desenvolvimento são observadas em todas as espécies animais. O polietismo de abelhas, em que cada faixa etária apresenta um comportamento diferente (até 5 dias: limpar células; de 5 a 10 dias: alimentar as larvas e outras abelhas; de 15 a 20 dias empacotar o pólen; de 20 a 25 dias forragear em flores) é um exemplo de como um mesmo substrato (químico-neuronal-muscular) modifica-se, e passa a gerar padrões comportamentais extremamente distintos. Similarmente, alguns animais apresentam dois morfos (ex.: girino e sapo, lagarta e borboleta) ou mesmo três morfos (ex.: o platelminto *Fasciola hepática* que assume as formas de miracídio, cercaria e indivíduo adulto) durante sua historia de vida, cada fase com um comportamento diferente e adequado ao ambiente. Por outro lado, e de forma mais conhecida por todos, o comportamento muda ao longo do desenvolvimento como resposta ao ambiente.

Numa análise de fora para dentro busca-se mapear como os estímulos ambientais causam mudanças comportamentais. Estes estudos envolvem desde análises de reflexos e habituação do receptor, a associação de estímulos (condicionamento

clássico e operante), aprendizado por imitação e facilitação social, e aprendizado através do ensino. Por exemplo, os poliquetos marinhos ao sair dos tubos em maré seca primeiramente reagem às nuvens se escondendo. Após cerca de meia hora neste movimento de entrar e sair da terra, aparentemente ocorre habituação do receptor, e os animais ficam expostos sem reagir a outras nuvens (Ridley 1995). Estas são as análises tradicionais dos neurofisiologistas [mais em invertebrados] e behavioristas [mais em vertebrados], mas que atualmente são pesquisadas também por psicólogos cognitivos (que admitem a existência da mente – Hinde 2008). O capítulo de Pereira Júnior e de Rezende e Izar (cap. 5 e 9 deste volume) detalham todos estes conceitos. Ater-me-ei aqui a dois conceitos clássicos que causam ainda bastante confusão entre os alunos: períodos críticos e estampagem (*imprinting*).

Lorenz (1935-apud Goodenough *et al.* 2001) definiu período crítico como uma fase do desenvolvimento em que a exposição a estímulos ambientais promove mudanças irreversíveis no comportamento do indivíduo. Durante estas "janelas de aprendizado" um animal imaturo fixa sua atenção no primeiro objeto com o qual tem contato (visual, auditivo ou de outro tipo) e, a partir de então, passa a ter preferência por estímulos semelhantes, ou seja, ocorre uma estampagem daquele objeto no animal. Normalmente essa preferência é medida pelo comportamento de seguir (caminhando ou apenas seguindo com o olhar) o objeto. Estas janelas de aprendizado teriam duas funções maiores: aprender quem é o cuidador e aprender a espécie do parceiro sexual. Estas estampagens poderiam ocorrer na mesma janela ou em janelas diferentes, e o início e duração de cada janela varia de espécie para espécie. Como normalmente a primeira coisa que um filhote vê é sua mãe/cuidador, a estampagem asseguraria o reconhecimento dos pais pelos filhotes. No entanto, os filhotes podem sofrer estampagem por qualquer objeto, sendo famosa a figura dos patos seguindo Lorenz,

pois ele foi a primeira coisa que os animais viram após eclodir. Lorenz considerava a estampagem uma forma diferente do aprendizado por associação de estímulos, pois, segundo o autor, a estampagem: i) não precisa de reforço, ii) ocorre apenas nos períodos críticos e iii) é irreversível.

A etologia contemporânea define estampagem (imprinting) como o desenvolvimento de uma preferência social, e distingue a estampagem filial (reconhecimento dos pais pelos filhos) da estampagem sexual (isto é, desenvolvimento de preferências por parceiros de cópula), podendo ocorrer estampagem parental (reconhecimento dos filhos pelos pais) em algumas espécies (ex.: pingüins). As três características da estampagem definidas por Lorenz são, atualmente, criticadas. O fenômeno da estampagem é considerado uma forma de aprendizado por associação em que a mera visão do objeto é um reforço positivo (Bolhuis 2008). A idéia de período crítico foi substituída pela de período sensível (ou sensitivo ou suscetível – *sensitive periods*). Busca-se com isto substituir a idéia de limites críticos, como uma janela que abre e fecha para aprendizagem, por outra em que o aprendizado é mais contínuo havendo momentos de maior sensibilidade e de menor sensibilidade a estímulos externos, cuja duração varia de indivíduo para indivíduo (Bolhuis 2008). A idéia de irreversibilidade também é contestada. Num exemplo clássico de criação cruzada, filhotes de mandarim (*Taenopygia guttata*) criados por pais manons (*Lonchura striata*), quando colocados em situação experimental de escolha de parceiros sexuais, preferiram fazer a corte (ou responder à corte, no caso das fêmeas) a indivíduos da espécie dos pais adotivos, e não da própria espécie (como esperado pela estampagem sexual). Porém, este padrão de escolha foi alterado após os animais passarem um período com os animais da mesma espécie, mesmo após o pico do período sensitivo já haver passado, indicando que a estampagem é reversível.

Dentro deste contexto cabe distinguir o mecanismo de *priming* ou incitação[28]. Incitação é definido como um efeito motivador (ou despertador ou provocador) de um estímulo na apresentação do comportamento. Assim, a propensão para realizar um comportamento é aumentada pelo contato com um "primer", e esta estimulação continua a ter efeito mesmo após o contato ter cessado. Por exemplo, peixes beta (*Betta splendens*) tendem a ignorar a inserção de um termômetro no aquário, mas se colocados em conflito com outros peixes (ou se apenas observarem conflito entre outros dois peixes), uma posterior inserção do termômetro desencadeará comportamentos agressivos em direção ao objeto (Hogan 2008). Este autor discute que é possível medir os efeitos de incitação em vários comportamentos como agressão, alimentação, sexo e cuidado materno. Curiosamente, o comportamento de ingerir líquidos parecer ser pouco susceptível à incitação. O ilustre pesquisador Robert Trivers apresentou um curioso exemplo durante sua palestra no Encontro da SBPC de 2010. O exemplo referia-se a uma medida da capacidade matemática de mulheres asiáticas. Em algumas folhas de teste era requisitado que a pessoa marcasse o sexo junto à sua idade, no cabeçalho da folha de respostas; em outras, era requisitado que fosse marcada a naturalidade da pessoa e não o sexo. Surpreendentemente, os escores das provas das mulheres asiáticas que marcaram o sexo foi significativamente menor que os escores das mulheres asiáticas que marcaram sua naturalidade. O pesquisador atribuiu esta diferença ao efeito incitador do estereótipo de mulheres serem ruins em matemática e de asiáticos serem bons em matemática!

Por fim, dentro da análise do desenvolvimento do comportamento, cabe destacar o crescente número de publicações descrevendo tradições comportamentais em animais, ou seja, padrões comportamentais que são aprendidos durante o desenvolvimento do

[28] A tradução literal de priming é "escorvamento". Escorva é o "dispositivo com que se dá início à explosão de uma carga principal, geralmente constituído por um cordel detonante" ou "a porção de pólvora para comunicar o fogo à carga"(Aurelio, 1986).

indivíduo, e que permanecem por gerações, sendo herdadas de forma não genética (Avital & Jablonka 2000).

E (EVOLUÇÃO OU FILOGENIA)

Esta é uma das perguntas da etologia clássica e refere-se a traçar o padrão evolutivo da diversidade comportamental (Ryan 2008). Tal como os estudos filogenéticos em morfologia e bioquímica, tendo como base o fenômeno da descendência com modificação, e utilizando o método comparativo, os estudos em evolução comparam homologias e homoplasias, convergências e divergências comportamentais, tentando localizar as sinapomorfias comportamentais de cada espécie[29].

Existem duas formas de estudar a evolução comportamental. A primeira é quando se conhece a filogenia do grupo em estudo a partir de outros métodos (morfológicos ou bioquímicos). Neste caso, com base numa filogenia estabelecida busca-se entender o padrão de mudança comportamental, correlacionando-o ao ambiente ocupado por cada clado. Um exemplo bastante ilustrativo (Mann & Dawkins 1998, Alcock 2001, Goodenough *et al.* 2001; Scott 2005) refere-se a forma elaborada do ninho construída por 16 diferentes espécies de aves da família Ptilonorhynchidae. Com base em análises de DNA mitocondrial foi possível verificar que as espécies que constroem ninhos mais elaborados derivaram (são mais recentes que) das três espécies

[29] Caracteres homólogos são aqueles compartilhados por duas espécies devido à ancestralidade comum (ex.: ossos dos membros superior dos vertebrados). Caracteres homoplásicos são aqueles presentes em duas espécies mas que se desenvolveram devido a similaridade ambiental (ex.: asas das aves e asas dos insetos). A evolução convergente ocorre quando duas espécies que não compartilham um ancestral comum vivem em ambientes semelhantes, e leva a aquisição de traços homoplásicos por diferentes espécies. A evolução divergente ocorre quando espécies que compartilham ancestral comum ocupam ambientes diferentes e, estruturas homólogas podem passar a ter formas diferentes (ex.; asa do morcego, nadadeira da baleia, membro superior dos cavalos). Sinapomorfias são caracteres derivados compartilhados por duas espécies com ancestral comum. No caso da etologia, os caracteres em questão são comportamentos.

que não constroem ninhos. O cladograma[30] também mostra que existem dois clados irmãos: um com 7 (sete) espécies que constroem ninhos elaborados suspensos, e outro clado composto por 6 (seis) espécies que constroem ninhos elaborados no chão. Dentro de cada clado, as espécies que constroem ninhos mais simples são mais antigas que as espécies que constroem ninhos mais elaborados. Com base neste cladograma, é possível estudar quais mudanças ambientais levaram à crescente elaboração de ninhos. O estudo da filogenia comportamental é necessário para garantir a independência de contrastes durante os estudos de função comportamental (próximo por quê de Tinbergen).

A segunda forma é utilizar o padrão comportamental como um caractere independente, e inseri-lo na análise de reconstrução filogenética junto com outros caracteres (morfológicos ou bioquímicos). Muitos comportamentos de várias espécies são estereotipados e experimentos de hibridismo (pai de uma espécie, mãe de outra espécie) resultam em comportamentos intermediários nos descendentes. Assim, o pressuposto deste tipo de abordagem é que existem traços comportamentais que podem ser considerados típicos das espécies. O pioneiro neste tipo de abordagem é próprio Konrad Lorenz, que construiu uma filogenia dos patos da família Anatidae com base em semelhanças nos comportamentos de cortejo de fêmeas (Ridley 1995).

Entretanto, este tipo de abordagem é, atualmente, menos comum. Segundo De Queiroz e Winberger (1993) menos de 5% dos caracteres utilizados nas análises cladísticas são comportamentais. Apesar disto, segundo estes mesmos autores, são verificadas congruências nas filogenias de invertebrados obtidas separando-se caracteres morfológicos e comportamentais. Kuntner *et al.* (2008) também destacam a importância dos caracteres comportamentais para estudos filogenéticos. Neste trabalho, 34 comportamentos (exemplos: movimentos de balanço do corpo, forma de aproximação e

[30] Cladograma é um diagrama que mostra as relações de ancestralidade comum entre as espécies (a famosa árvore da vida). Clado é qualquer ramo deste cladograma.

ângulo de ataque a presa), foram utilizados juntamente com quase 200 caracteres morfológicos para desvendar a filogenia das aranhas construtoras de teias (Araneae, Nephilidae). Os autores afirmam que a utilização dos comportamentos foi útil, principalmente quando caracteres morfológicos homoplásicos não permitiam a distinção entre duas espécies. Num outro trabalho, Japyassu & Caires (2008) mostram como a seqüência do comportamento de enrolar presas em fio de seda é uma homologia dos Araneoidea.

A constatação de que comportamentos podem seguir rotinas tão estereotipadas a ponto de poder ser utilizados em estudos de cladística não inviabiliza a flexibilidade comportamental a depender das condições ambientais em nível proximal. Por exemplo, Garcia e Japyassu (2005) analisando as rotinas dos comportamentos de predação, construção de teia e corte nas famílias de araneoidea, mostraram que existem de 3 a 6 diferentes tipos de comportamentos predatórios a depender da presa (ex.: observa-se mais mordidas quando a presa é uma formiga do que quando a presa é um tenébrio).

Pode-se supor que o comportamento é pouco utilizado em análises filogenéticas porque a coleta de seqüência comportamentais de animais na natureza (de forma sistemática que possa servir a análises comparativas) é muito mais difícil que a mensuração de partes corpóreas de animais em coleções de museus. Entretanto, Japyassu e Machado (2010) apontam que o obstáculo ao uso de caracteres comportamentais reside em diferenças na concepção do que é uma espécie: um conjunto de indivíduos históricos ou uma classe atemporal de indivíduos. Ou seja, do pressuposto do quanto o comportamento é estereotipado ou flexível nos diferentes indivíduos de uma espécie.

Uma dificuldade no ensino deste tópico para os alunos é a falta de conhecimento da diversidade animal e da anatomia comparada, no desconhecimento de termos e conceitos básicos de filogenia, assim como de biogeografia.

Foi dito acima que os estudos em evolução mapeiam as semelhanças e diferenças comportamentais entre as espécies e que, com base em cladogramas bioquímicos e comportamentais, tentam estudar quais mudanças ambientais selecionaram as diferentes sinapomorfias. Estas correlações ambiente *x* semelhança/diferença comportamental geralmente são feitas em escala geológica (ex.: estudos com mudanças no comportamento de tecer teias das diferentes espécies de aranhas e mudanças no ambiente desde o Mioceno ou, mesmo, estudo do comportamento de uso de ferramentas pelo homem no Plio-Pleitoceno). O quanto o ambiente atual exerce pressão sobre os diferentes comportamentos é assunto do próximo por quê de Tinbergen.

F (FUNÇÃO)

O último por quê proposto por Tinbergen (1963) refere-se à função do comportamento, ou seja: para que serve o comportamento? Qual o valor de sobrevivência do comportamento? Segundo Danchin *et al.* (2008) esta pergunta é respondida pelos pesquisadores da área de ecologia comportamental, que nasceu, ainda segundo os mesmos autores, com a publicação do livro *Behavioural Ecology* por John Krebs e Nicholas David em 1978, na Inglaterra[31].

[31] A tradição norte-americana chama-se ecologia evolutiva (Fox et al 2001), e em nada difere em termos de conceitos e modelos dos apresentados por Krebs e Davies (1978). A diferença parece residir no fato de que a ecologia evolutiva foca mais (mas não apenas) em animais de curta historia de vida, tendo, portanto, acesso à quantificação genética, enquanto a ecologia comportamental tem maior foco em animais com longa historia de vida. Já existe uma tradução para o português de: Krebs e Davies (1996). Introdução à Ecologia Comportamental. Ed. Atheneu.

As análises em ecologia comportamental partem de três pressupostos. O primeiro é o de que todo comportamento é *adaptativo*, ou seja, a função de todo comportamento é aumentar a sobrevivência e/ou reprodução do indivíduo. Mesmo comportamentos à primeira vista incongruentes com esta visão (como, por exemplo, a autotomia de patas pelo caranguejo, ou o salto estrela das aranhas-macho de viúva negra jogando-se na mandíbula da fêmea para ser devorado) são interpretados como aumentando as chances de sobrevivência (por distrair o predador no caso do caranguejo) ou de reprodução (pois enquanto come o macho a fêmea da aranha não sai a procura de outro parceiro) dos indivíduos. O segundo pressuposto é o de que os indivíduos baseiam seus comportamentos em escolhas, frente às condições ambientais proximais. O terceiro é o de que estas escolhas são racionais, ou seja, maximizam a relação benefício/custo para o indivíduo. Para a ecologia comportamental não faz diferença se esta otimização da relação benefício/custo é alcançada por aprendizado no ambiente imediato ou pela presença de genes que resultem em padrões estereotipados (existem modelos para ambos os casos).

M.S. Dawkins (1989) diferencia otimização de curto prazo e de longo prazo. A otimização de curto prazo refere-se à melhor relação benefício/custo em termos de calorias. Por exemplo, maior aquisição de calorias no menor tempo ou com menor exposição a risco de predação ou exposição a doenças. A otimização de longo prazo refere-se a deixar o maior número de descendentes (ou cópias do DNA). Em espécies com curta história de vida é possível contar efetivamente o número de descendentes produzidos e compará-lo de acordo com os comportamentos apresentados por diferentes indivíduos. Entretanto, para muitas espécies com longa história de vida a contabilização do número de descendentes é dificultada. Ou seja, dentro de um projeto de pesquisa, é possível acompanhar o sucesso reprodutivo de várias gerações de borboletas mas,

dificilmente, de chimpanzés. Neste caso, a otimização de longo prazo é inferida a partir da otimização de curto prazo, isto é, se um animal apresenta um padrão comportamental que resulta em maior aquisição de calorias em menos tempo ou com menor risco, *supõe-se* que estas calorias serão utilizadas para fazer mais cópias de DNA.

Na ecologia comportamental existem modelos para analisar diversos comportamentos, tais como: escolha ótima de presas, tempo ótimo de forrageio numa mancha de alimentos antes de mudar para outra mancha, rota ótima entre dois pontos, tempo ótimo de cópula, número ótimo de parceiros de acasalamento, número ótimo de filhotes, tempo ótimo de cuidado aos filhotes e tamanho ótimo de grupo (Danchin *et al.* 2008). Estes modelos são elaborados teoricamente e testados empiricamente com a observação dos animais em ambiente natural ou em laboratório. Quando os dados empíricos não confirmam o esperado, muda-se o modelo, mas o *pressuposto* da otimização é mantido.

MacArthur & Pianka (1966) desenvolveram um dos primeiros modelos do otimização do comportamento, que buscava, entre outras coisas, explicar a existência de animais especialistas e generalistas. Este modelo de forrageio ótimo foi testado por Krebs *et al.* (1977, apud Krebs & Davies 1997), num experimento em que aves (chapim-real - *Parus major*) eram expostos a uma espécie de esteira rolante sobre a qual havia pedaços de minhocas de diferentes tamanhos. Os resultados confirmaram as expectativas do modelo de que os animais só passavam a coletar presas menores quando as presas preferidas (as maiores) diminuíam em freqüência, independentemente do número de presas menores presentes. Ou seja, a experimentação comprovou uma predição construída a partir da modelagem matemática: a de que os animais só ampliam sua dieta, quando o alimento preferencial está raro, e isto independe da freqüência do alimento menos preferencial. Num exemplo mais recente, Buzzato e Machado (2008)

mostraram que opiliões mudam a estratégia de acasalamento durante a estação reprodutiva. No início da estação reprodutiva, quando ainda existem muitas fêmeas sem acasalar, os machos exibem defesa de territórios para os quais as fêmeas são atraídas. No final da estação reprodutiva, quando a maioria das fêmeas está pareada, os machos passam a defender as próprias fêmeas, independente do ambiente. Os autores discutem que esta flexibilidade comportamental observada em opiliões nos alerta para o perigo das classificações estáticas dos comportamentos das espécies.

Uma distinção importante entre os dois por quês do nível distal de análise é que as análises em evolução consideram o comportamento como uma **adaptação**, ou seja, uma característica - já selecionada - que conferiu maior aptidão aos indivíduos e, portanto, tornou-se típica da espécie, enquanto os estudos em função consideram o comportamento como **adaptativo**, uma característica atual que aumenta a aptidão, que pode ser uma adaptação ou não (Danchin *et al.* 2008).

Um cuidado importante que se deve ter, principalmente quando se estuda comportamentos sociais, é de que o ótimo é mensurado em nível individual e não grupal. E isto faz com que, muitas vezes, o comportamento observado não seja o ótimo teórico. Por exemplo, Baird & Dill (1996) calcularam que o tamanho ótimo do grupo de orcas (*Orcinus orca*) era de três indivíduos, isto é, quando em grupos com três indivíduos, cada animal capturava o maior número de presas por ataque. Entretanto, o número mais freqüente observado na natureza era de cinco indivíduos. Esta aparente incongruência é resolvida quando observamos que a eficiência do quarto e do quinto indivíduos que entram no grupo é maior do que a caça solitária ou em dupla. Ou seja, mesmo que mais distantes do ótimo do forrageio, estar num grupo de cinco indivíduos é melhor que caçar sozinho. Já para um sexto indivíduo a eficiência é menor que a caça solitária. Este fenômeno, comumente observado, é conhecido como o paradoxo do

tamanho do grupo. Comportamentos cuja eficiência depende da freqüência dos comportamentos apresentados por outros indivíduos na população são modelados pela Teoria dos Jogos (Giraldeau 2008a,b).

Em resumo, a análise da função vê o comportamento como uma seqüência de escolhas feitas pelos animais, e busca modelar qual seria a melhor estratégia teórica de ação diante da realidade proximal, tendo a otimização como um pressuposto. Uma das maiores dificuldades dos estudos da função do comportamento reside, justamente, nas medidas dos ganhos e dos custos energéticos de cada comportamento para cada indivíduo.

"ESTE ANIMAL *x* SE COMPORTA DE FORMA *y* PORQUE..."

Algum tipo de etnoetologia já existia há, pelo menos, 35.000 anos, estando representada em cavernas como pinturas de lutas entre machos de bisões, de fêmeas de renas grávidas, e de cavalos em galope ou a relinchar (Theodorides 1965). A compreensão do comportamento animal foi, certamente, importante para a sobrevivência de nossos ancestrais, tanto para superar estratégias de fuga das nossas presas e para evitar as estratégias de ataque de nossos predadores, quanto para melhor manejo pecuário (que teve inicio há cerca de 8.000 anos). Atualmente a etologia aplicada é uma área em expansão, tanto para aumentar o bem-estar de espécies comerciais (peixes, aves, porcos, gado), quanto para planejar recintos de zoológicos e criadouros mais adequados.

Goodenough et al (2001, p.01) sugerem que a observação do comportamento animal e a tentativa de entendê-lo precedem, e pode ter sido combustível, para o surgimento da própria consciência (ou auto-consciência) humana. De fato, explicar o comportamento humano comparando-o ao de outros animais parece ter sido atividade

antiga (veja-se, por exemplo, o calendário Chinês). Ferrari (2010) mostrou que o hábito de identificar-se a um animal ainda persiste em culturas de índios argentinos. Áreas mais dedicadas ao estudo do comportamento humano (como filosofia, psicologia, pedagogia, antropologia e sociologia) foram e são bastante influenciadas pelos conhecimentos biológicos em geral, e isto inclui a biologia do comportamento. Por exemplo, a re-significação de períodos críticos teve implicações na psicologia e na pedagogia. A possibilidade de desenvolver apego a vários indivíduos e ao longo da vida é um dos grandes avanços da teoria do apego de Bowlby (1965) em relação à visão psicanalista de Freud. A possibilidade de aprendizado em diferentes idades também é pressuposto para as abordagens de pedagogia de jovens e adultos.

Um alerta é o de que, ao tentarmos afirmar "o animal *x* se comporta da forma *y* porque", devemos lembrar que os mundos sensoriais das espécies são bastante diferentes: pássaros vivem num mundo visual diferente do das abelhas que percebem mais a luz ultra-violeta ou das cobras que percebem melhor o infra-vermelho; o mundo da coruja é mais auditivo, o dos cachorros e ratos mais olfativo, as aranhas vivem num mundo vibracional, golfinhos e morcegos realizam ecolocalização, tubarões têm forte sensibilidade elétrica e tartarugas são capazes de perceber o campo geomagnético (Sherry 2008). Cada indivíduo de uma mesma espécie também percebe o ambiente diferentemente. Assim, a complexidade ambiental percebida e a que efetiva o comportamento é bastante diferente entre os indivíduos e alerta para o cuidado com generalizações prematuras.

Neste século XXI vivemos num *zeitgeist* de retorno à natureza. Isto inclui desde o cuidado com o que é vivo até a auto-consciência que fazemos parte desta teia vida. Somos classificados como Reino: Animalia, Filo; Chordata; Classe: Mammalia; Ordem: Primates; Família: Hominidae; Gênero: *Homo*; Species: *H. sapiens* Subspecies: ***H. s.***

sapiens. Entretanto**,** é importante sempre lembrar que a resposta a questão "por que o animal *x* se comporta de forma *y*" é múltipla. Tanto a "antropomorfização" dos animais quanto a "animalização" do homem devem ser utilizadas com cuidado para que consigamos visualizar as continuidades e rupturas entre padrões comportamentais (Yamamoto 2009).

Etologia tem a mesma raiz grega que a palavra Ética (Ethos: ἦθος: Lugar habitual, conduta; Ética: ἠθικός: conduta moral, conduta correta). Análises das causas proximais e distais são necessárias para a mais justa compreensão do comportamento e para que possamos ser éticos tanto com os animais quanto com nós mesmos.

REFERÊNCIAS

Alcock J. 2001. *Animal Behaviour – an evolutionary approach*. 7th ed. Sanderland: Sinauer.

Avital E, Jablonka E. 2000. *Animal Traditions. Behavioral Inheritance in Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Baird RN, Dill LM. 1996. Ecological and social determinants of group size in transient killer whales. *Behavioral Ecology*, 7: 408-16.

Barfield T. 1997. *Blackwell's Dictionary of Anthropology.* London: Blackwell

Bolhuis JJ, Giraldeau L-A. 2008. *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.

Bolhuis JJ. 2008. Development of Behavior. pp. 119-45. *In*: Bolhuis JJ. Giraldeau L-A. (eds) *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.

Buzatto B, Machado G. 2008 . Resource defense polygyny shifts to female defense polygyny over the course of the reproductive season of a Neotropical harvestman. *Behavioral Ecology and Sociobiology 63:85–94*.

Buzzatto B, Requena GS, Lourenço RS, Muguia-Steyer R, Machado G. 2010. Conditional male dimorphism and alternative reproductive tactics in a Neotropical arachnid (Opiliones). *Evolutionary Ecology* DOI 10.1007/s10682-010-9431-0

Carter CS. 1998. Neuroendocrine perspectives on social attachment and love. *Psychoneuroendocrinology*, 23(8): 779–818.

Danchin E, Cézilly F, Giraldeau LA. 2008. Fundamental Concepts in Behavioral Ecology. Pp. 29-54. *In*: Danchin E, Cézilly F, Giraldeau LA (eds). *Behavioural Ecology*, Oxford: Oxford University Press.

Dawkins MS. 1989. *Explicando o Comportamento Animal*. São Paulo: Manole.

De Queiroz A, Wimberger PH. 1993. The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution* 47, 46–60.

Eibl-Eibesfeldt I. 1989. *Human Ethology*. New York: Aldine de Gruyter

Ewert J-P. 2008. Stimulus Perception. Pp. 13-40. *In*: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds) *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.

Ferrari HR. 2010. *Comunicación humano-animal: aproximación al concepto de cultura mixta*. Simpósio apresentado no *XXIII Encontro Anual de Etologia*. Universidade Federal de Alfenas.

Fox CW, Roff DA, Fairbairn DJ. 2001. *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies.* Oxford: Oxford University Press.

Garcia CRM, Japyassu HF. 2005. Estereotipia e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae). *Biota Neotropica*, 5. doi: 10.1590/S1676-06032005000200003

Giraldeau LA (2008a). Solitary foraging strategies. Pp. 233-56. *In*: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.

Giraldeau LA (2008b). Social foraging. IN: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. Blackwell Publishing, pp; 257-284.

Goodenough J, McGuire B, Wallace R. 2001. *Perspectives on Animal Behavior* (2nd. Ed). John Wiley & Sons, INC. 542p.

Hinde R. 2008. Foreword. IN: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. Blackwell Publishing, pp: xii-xvi.

Hogan J. 2008. Motivation. Pp. 41-70. *In*: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.

Jaffé K, Mira BS, Cabrera A. 2007. Mate selection in the moth *Neoleucinodes elegantalis*: evidence for a supernormal chemical stimulus in sexual attraction. *Animal Behavior*, 73: 727-34.

Japyassú HF, Caires,RA. 2008. Hunting Tactics in a Cobweb Spider (Araneae-Theridiidae) and the Evolution of Behavioral Plasticity. *Journal of Insect Behavior* 21: 258-84.

Japyassú HF, Machado FA. 2010. Coding behavioural data for cladistic analysis: using dynamic homology without parsimony. *Cladistics* 26 (6): 625–42.

Krebs J, Davies N. 1997. *Behavioral Ecology: an evolutionary approach*. London: Blackwell.

Kuntner M, Coddington JA, Hormiga G. 2008. Phylogeny of extant nephilid orb-weaving spiders (Araneae, Nephilidae): testing morphological and ethological homologies. *Cladistics*: 24(2): 147–217.

MacArthur RH, Pianka ER. 1966. On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100: 603-9.

Mann A, Dawkins MS. 1998. *An Introduction to Animal Behavior* (5th ed). Cambridge: Cambridge University Press.

Ridley M. 1995. *Animal Behavior* (2nd ed). London: Blackwell.

Ryan M. 2008. Evolution of Behavior. Pp. 294-314. *In*: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.

Scott G. 2005. *Essentials of animal behavior*. London: Blackwell.

Sherry DF. 2008. Brain and Behavior. Pp. 97-118. *In*: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.

Théodoridès J. 1983. *História da Biologia*. Lisboa: Biblioteca Básica de Ciências.

Tinbergen N. 1963. On aims and methods in Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20: 410-33.

Yamamoto ME. 2009. Introdução : Aspectos históricos. Pp. 1-8. *In*: Otta E, Yamamoto ME (orgs). *Fundamentos em Psicologia: Psicologia Evolucionista*. São Paulo: Guanabara Koogan.

Capítulo 5

NEUROCIÊNCIA COGNITIVA

Alfredo Pereira Júnior

apj@ibb.unesp.br

Departamento de Educação, Instituto de Biociências

Universidade Estadual Paulista, UNESP, Botucatu, SP, Brasil

INTRODUÇÃO

Historicamente, a Filosofia e a Psicobiologia têm se ocupado de questões diferentes. A Filosofia estuda o pensamento e a subjetividade humanos, procurando elucidar as principais categorias cognitivas e existenciais que marcam a experiência humana. A Psicologia e a Biologia experimentais têm se ocupado, entre outras atividades, do estudo empírico do comportamento, com base em medições realizadas em laboratório ou no campo.

Enquanto a Psicologia e a Biologia se encarregam de tarefas descritivas, seu trabalho se desenrola independentemente de questões filosóficas. Do mesmo modo, enquanto o filósofo elabora teorias metafísicas sobre o sujeito do conhecimento ou sobre a natureza última das coisas, não precisa se debruçar sobre os fatos empíricos para estudá-los em detalhe. Porém, quando a Filosofia concebe um sujeito que não só conhece o mundo, mas também age, guiando sua ação com base no conhecimento disponível, a questão do comportamento se torna relevante. De modo similar, quando o biólogo ou psicólogo experimental se perguntam a respeito dos processos cognitivos e/ou emocionais que levam um animal a responder de certa forma à presença de um determinado estímulo, algumas questões filosóficas se colocam.

Como se sabe, o comportamento pode ser classificado em dois tipos, o comportamento *aberto* (as ações adaptativas do organismo no ambiente) e *coberto* (processos fisiológicos internos que suportam ações adaptativas). Em ambos, é característica fundamental da abordagem científica que o comportamento seja mensurável, por parte do cientista. Tal característica parece implicar que no estudo do comportamento animal as questões de natureza filosófica seriam deixadas em segundo plano, se limitando tais estudos ao registro, tabulação e discussão de dados objetivos.

De fato, o paradigma dominante nos estudos comportamentais no Séc. XX, o *behaviorismo*, pretendia estabelecer a Psicologia como ciência puramente factual, deixando de lado questões teóricas a respeito de processos mentais subjacentes à produção do comportamento. Contudo, o desenvolvimento histórico da própria Psicologia Experimental, ao lado de progressos na neurobiologia e ciências cognitivas, tem trazido uma série de questões de natureza filosófica relativas ao estudo empírico do comportamento animal.

Dois exemplos que indicam a necessidade de modelos mais elaborados de explicação são o processo de habituação e a aprendizagem de intervalos temporais. As respostas que um animal apresenta frente a um mesmo estímulo, em um mesmo contexto, não são sempre as mesmas, mas variam de acordo com o processo de habituação. Estímulos repetitivos tendem a não serem registrados, mas se são interrompidos sua ausência é percebida (Sokolov 1975). Deste modo se conclui que, para o animal, só tem significado o estímulo que "faça uma diferença".

Em outras situações, o animal responde de forma idêntica a uma variedade de pares de estímulos, desde que o intervalo temporal da apresentação seja o mesmo. Esse fato leva à conclusão de que o animal aprendeu o próprio intervalo temporal, ao invés de realizar uma associação entre os estímulos, como fora planejado pelo experimentador (Gallistel 1996).

Tais situações nos conduzem para uma reflexão a respeito da complexidade dos fatores condicionantes do comportamento. Seria possível abarcar os principais fatores, e controlá-los experimentalmente, de modo a conseguir prever com segurança qual seria a resposta de um animal a um determinado estímulo, em um determinado contexto? Será que muitas das suposições que fazemos, para tornar possível o controle experimental, já "viciam" o resultado, tornando nossas conclusões inválidas para outros tipos de contexto? Estas perguntas nos levam para o âmbito da Filosofia da Ciência ou Epistemologia, que é a área da Filosofia que se preocupa com as questões levantadas pela pesquisa científica.

Existem três tipos de questões filosóficas relacionadas ao estudo científico do comportamento:

a) questões metodológicas que emergem do trabalho de descrição do comportamento, como as suposições que são feitas na delimitação do objeto de estudo; por exemplo, a definição de referenciais espaciais e temporais adequados; possibilidade de alteração dos hábitos de indivíduos de espécies selvagens, ao serem estudados em cativeiro; o risco de antropomorfização do comportamento de outras espécies;

b) suposições feitas na explicação do comportamento: distinção entre causas imediatas (em nível fisiológico e ambiental) e remotas (em nível evolutivo), ou entre fatores de origem genética e ambiental; postulação de causas inobserváveis (concepções de aprendizagem e memória, sentimentos e emoções, pensamento e consciência, intencionalidade, e, no caso do comportamento social humano, obediência a valores);

c) questões éticas que surgem na pesquisa e aplicação do conhecimento biológico: estas questões podem ser formuladas em termos de princípios da bioética, como a beneficiência

(procurar fazer o bem para o animal) e não-maleficiência (evitar infligir um mal desnecessário ao animal).

Neste capítulo, enfoco algumas questões filosóficas que emergem na explicação do comportamento animal, discutindo as seguintes questões:

- como se integram as determinações genéticas e ambientais na produção do comportamento?
- será que os animais, em especial os mamíferos, eventualmente *pensam* (operam com a memória de curto prazo, controlam sua própria percepção através de mecanismos de atenção, e/ou realizam inferências lógicas) para decidir qual o comportamento mais adequado em um determinado contexto?

Ambas as questões conduzem à consideração dos *processos cognitivos* que se acredita ocorrer no cérebro animal. Tal discussão, que estava confinada à Filosofia especulativa até há poucas décadas, pode hoje ser abordada de forma interdisciplinar, no contexto das ciências da cognição. Neste ensaio, procuro integrar legítimas interrogações filosóficas com os dados e conjecturas presentes na Neurociência Cognitiva contemporânea.

Inicialmente considero alguns aspectos da função cerebral, que controla grande parte do comportamento nos mamíferos. Faço inicialmente uma breve revisão da constituição do *sistema executivo*, responsável pela coordenação dos comportamentos mais complexos e difíceis de explicar. Em seguida, discuto a noção de *esquema de ação* e o processo de *aprendizagem ativa*, me detendo na análise das funções de inferência lógica, associatividade (relacionada ao hipocampo) e seqüenciamento hierárquico (relacionada ao córtex pré-frontal). Finalmente, abordo os conceitos filosóficos de *coerência* e *auto-organização* do sujeito, procurando esclarecer sua pertinência para o estudo do comportamento animal.

PROCESSOS AFERENTES, EFERENTES E REAFERENTES

Os cérebros se desenvolveram, ao longo de evolução, como órgãos que recebem informação do ambiente (processos *aferentes*), transformam, armazenam, e usam o produto final desse processamento para comandar ações no ambiente (processos *eferentes*). Como a adaptação e sobrevivência de indivíduos e populações de animais dependem da ação que efetuam em seus ambientes, é compreensível que durante a

filogenia se tenham desenvolvido mecanismos de realimentação (*feed-back*) entre processos eferentes e aferentes, ou seja, mecanismos pelos quais um organismo vem a perceber e avaliar os resultados de uma ação que realiza no ambiente. Esses mecanismos são chamados de *reaferentes*, servindo hipoteticamente para se ajustar os processos internos às demandas da ação, no sentido de se obter melhor eficácia e eficiência em termos adaptativos.

As interações entre subsistemas cerebrais dedicados à percepção e à ação, ao longo de evolução, aconteceriam em níveis superpostos, como previsto no modelo clássico de Hughlings-Jackson: as estruturas mais velhas são preservadas, adquirindo novas funções, na medida em que interagem com as novas estruturas emergentes. A realimentação mais primitiva entre ação e percepção seria a *interação pelo fluxo sangüíneo*, ou seja, moléculas liberadas no sistema eferente são difundidas na corrente sanguínea, vindo a reajustar a atividade do sistema aferente. Por exemplo, assim que um animal se alimenta são emitidos sinais químicos que eliciam a sensação de saciedade, levando a um reajuste do sistema aferente, que se dirige para outros estímulos ambientais.

Em sistemas nervosos primitivos, uma interação relativamente lenta e difusa ocorreria por intermédio de sinais químicos, os quais persistem em sistemas mais complexos, perdendo, contudo, parte de suas funções para a interação sináptica, que é mais rápida e específica. Nos mamíferos, os processos de reaferência interna por meios sinápticos aparentemente engendraram, ao longo do tempo, o desenvolvimento de novas estruturas neuronais dedicadas ao processamento da informação aferente, servindo para um controle mais eficaz, eficiente e versátil das ações.

Uma segunda modalidade de realimentação disponível para o cérebro seria a *reaferência externa* (von Holst & Mittelstadt 1950), também chamada de *ciclo funcional* de percepção/ação (vide von Uexkull 1934); por exemplo, mudanças na posição do corpo afetam a percepção subseqüente. A reaferência externa também pode adquirir formas mais complexas, como no caso de animais que constroem ninhos (pássaros) e barreiras (castores). Esses artefatos produzem mudanças no ambiente, influenciando o modo como os animais o percebem. Nesta perspectiva, a linguagem humana, a comunicação e o acúmulo de obras culturais seriam mecanismos sofisticados que possibilitam uma reaferência externa bastante elaborada.

Com o desenvolvimento das áreas perceptuais do córtex, surgiu a segregação entre as áreas sensoriais primárias, secundárias e áreas associativas intermodais, assim

como uma série de conexões recíprocas entre elas. Desenvolveram-se mecanismos de sinalização por meio dessas conexões, tanto no sentido dos sensores externos para as áreas primárias e destas para as associativas, quanto das associativas para as primárias. A existência de processos de pensamento, dando suporte às decisões sobre o comportamento adequado, depende crucialmente desse sistema de conexões com sinalização recíproca.

O córtex primata, no topo de especialização evolutiva, apresenta áreas associativas bem desenvolvidas, que não só provêem integração inter-modal, mas também integração sensorimotor, como, por exemplo, o sistema visuomotor centrado no córtex parietal. Goodale e Milner (1992) mostraram que, por meio desse sistema, as representações perceptuais do espaço são monitoradas pela atividade motora. Comentando as conexões corticais recíprocas entre as áreas pré-frontal dorsolateral e o córtex parietal em primatas, Goldman-Rakic afirma que "o circuito recíproco entre o sulco principal e córtex parietal provê um mecanismo regulatório para selecionar, ajustar, e manter um fluxo de informação pertinente do córtex parietal ao córtex pré-frontal, provendo coordenadas visuo-espaciais para guiar o comportamento na ausência de pistas externas" (Goldman-Rakic 1987).

Deve-se ainda considerar as variedades diversas de realimentação subcortical-cortical. Algumas das estruturas envolvidas são o tálamo, o sistema límbico, o colículo superior, os gânglios de base e o cerebelo. Diversos estudos recentes têm demonstrado a ativação dessas estruturas em funções cognitivas como, por exemplo, o cerebelo (Allen *et al*. 1997).

O SISTEMA EXECUTIVO: MEMÓRIA, ATENÇÃO, INFERÊNCIA LÓGICA

A conexão entre sinais aferentes e eferentes não pode ser invariante, porque comportamentos diferentes requerem encadeamentos diferentes (por ex., a mesma informação visual pode ser usada para o movimento de uma mão ou da outra). Em mamíferos, o *sistema executivo* é a parte do cérebro responsável pela recuperação de informação previamente memorizada, atenção seletiva a determinados objetos ou processos, estabelecimento de metas, e seqüenciamento de atividades necessárias para se atingir as metas estabelecidas. Quando o organismo se acha em um determinado contexto, o sistema executivo integra informações disponíveis à percepção e à

memória, definindo o tipo de comportamento e a sucessão de ações adequados para a situação.

Em termos neuroanatômicos, o sistema executivo é constituído pelas "áreas associativas" do neocortex (pré-frontal, parietal, e infero-temporal), a maior parte do sistema límbico (hipocampo e giro cingulado), e as conexões entre as áreas acima por meio de estruturas subcorticais (tálamo e gânglios de base). Nos primatas, o córtex pré-frontal está conectado com todas as estruturas acima, tendo um papel de coordenação em muitas funções cognitivas, como foi sugerido em estudos de neuroimagem que confirmaram o modelo de "memória de trabalho" (Baddeley 1986, D'Esposito & Grossman 1996).

Funções executivas são definidas por D'Esposito e Grossman (1996) como "a ordem mais alta de habilidades cognitivas, o planejamento, flexibilidade, organização e controle necessários para a execução de um comportamento apropriado", incluindo "a atenção contínua, fluência e flexibilidade de pensamento na geração de soluções para problemas correntes, o planejamento e controle adaptativo do comportamento". Ao se analisar as funções executivas, grande destaque tem sido dado pelos neurocientistas cognitivos ao papel da memória (Jonides 1995).

No estudo da memória de trabalho, neurocientistas cognitivos costumam se referir à "supervisão", "monitoramento" e "manipulação" da informação para a resolução de problemas, ao invés de uma simples "manutenção de informação", que corresponderia à concepção mais estreita da memória. Há grande evidência, a partir de estudos de efeitos cognitivos de lesões (veja a revisão de Stuss *et al*. 1994), de atividade neuronal medida por eletrodos 'single-cell' em primatas não-humanos (Miller *et al*. 1996, Petrides 1996), e de neuroimagem em humanos (D'Esposito & Grossman 1996, Smith & Jonides 1997), que o córtex pré-frontal seria responsável pela manipulação de informação de origem perceptual e mnemônica.

A complexa relação entre funções mnemônicas dedicadas simplesmente à preservação de um padrão informacional (memória "passiva") e funções cognitivas em que há um processamento ativo da informação (como na inferência lógica) apenas recentemente tem sido elaborada. Seguramente ambos os tipos de função ocorrem de modo conjunto, uma vez que entre as condições necessárias para o desempenho de inferências lógicas estão a capacidade de memorizar padrões de informação (utilizados como premissas dos raciocínios) e a capacidade de atender seletivamente a cada um deles. Uma distinção absoluta entre memória, atenção e inferência lógica seria

despropositada, pois funções mnemônicas, atencionais e lógicas são suportadas por redes neuronais altamente integradas (Schacter 1989, Squire 1992).

A característica básica da memória é o "armazenamento" de informação, seja de modo estático (como no *hard disk* de um computador), seja por meio de processos dinâmicos. Mais precisamente, a memória consiste em uma atividade que torna possível a manutenção de um determinado padrão informacional, tornando-o (no todo ou em parte) invariante durante um tempo curto ou longo, e permitindo a recuperação desta informação no âmbito das experiências de um organismo.

Uma das maiores realizações da pesquisa de memória foi a descoberta de que o hipocampo mamífero tem um papel central para a formação da memória de longo prazo (Cohen & Eichenbaum 1994, Eichenbaum 1996), embora esta estrutura não seja o lugar (ou o lugar exclusivo) onde os traços de memória são "armazenados" (ou seja, preservados de forma dinâmica). Esse conhecimento veio principalmente de estudos com HM, um paciente que perdeu a capacidade de consolidar novas memórias de longo prazo depois da remoção cirúrgica de uma grande parte do hipocampo (Milner *et al*. 1968). Embora prejudicado na formação de memórias de longo prazo novas, HM ainda se lembra de eventos memorizados antes da cirurgia, uma evidência de que o hipocampo humano não é um dispositivo de armazenagem da informação, nem um mecanismo responsável pela recuperação consciente da memória de longo prazo.

Esses dados sugerem que, além de funções mnemônicas, a função mais geral do hipocampo seria de natureza executiva. D'Esposito e Grossman (1986) o identificam como parte do sistema executivo, criticando o "erro comum" de se usar o termo "função executiva" como sinônimo de "função do lobo frontal". Desse ponto de vista, a consolidação e recuperação de traços de memória seriam componentes das funções executivas, uma vez que ambas as operações sempre ocorrem no contexto de um determinado comportamento. Devemos, portanto, considerar seriamente a hipótese de que a ativação de mecanismos mnemônicos seria controlada pelo sistema executivo como um todo.

A atenção, por sua vez, consiste no enfoque de determinados padrões de informação a cada momento, em um sistema capaz de processamento distribuído em paralelo (ou seja, os padrões não enfocados continuam sendo parcialmente processados). Para se definir o foco da atenção, está implícita a necessidade de um processo de seleção da informação relevante ao organismo naquele momento, razão pela qual muitos estudos se referem a uma *atenção seletiva*.

A inferência lógica consiste em uma recombinação de padrões de informação interiorizados no sistema nervoso central (chamados de *representações*), operando conforme certas regularidades que garantem a coerência do pensamento (regularidades estas que são descritas como *regras* lógicas ou lingüísticas), e gerando produtos (*conclusões*) capazes de guiar o comportamento de forma adequada.

Um *processador neuronal* é definido como uma assembléia de neurônios conectados de modo a realizar uma operação lógica elementar específica. Petrides (1994) propõe a existência de diversas redes neuronais especializadas ou *processadores* distribuídos pelo cérebro, cada qual sendo depositário de diferentes esquemas operacionais, que interagem entre si para engendrar as funções cognitivas. Os diversos processadores são conectados por fibras cortico-corticais, formadas a partir de determinações genéticas e alterações plásticas processadas durante o desenvolvimento ontogenético, gerando conexões reforçadas, que atingem regiões cerebrais relativamente distantes. O conjunto de processadores definiria a capacidade de inferência lógica de um cérebro.

Haveria uma hierarquia entre as funções executivas, onde a memória se situa em nível mais básico, a atenção em nível intermediário e a inferência lógica em nível de maior complexidade, que incorpora os anteriores na geração de resultados que influenciarão o comportamento. A performance de inferências lógicas sem dúvida requer mecanismos atencionais, como mencionado anteriormente, mas não se reduz a uma mera mudança do foco de atenção (*attentional shift*). Os mecanismos atencionais selecionam, entre o repertório de traços de memória e padrões de informação disponíveis à percepção, aqueles que são mais pertinentes para atuarem como premissas, gerando conclusões que subsidiem o comportamento no contexto atual do animal. Contudo, os mecanismos atencionais não são responsáveis por estabelecer relações novas entre tais traços e padrões preexistentes, engendrando conclusões novas.

Tomando como exemplo uma operação aritmética simples, a atenção seria responsável por selecionar os elementos a ser operados (por ex., os números 2 e 3); a inferência lógica seria a operação de colocar tais elementos selecionados sob um *esquema operatório* (por ex., a adição), do que coerentemente se extrai um elemento novo (o número 5). Ou seja, além de se enfocar os antecedentes e o conseqüente da operação cognitiva separadamente, a inferência lógica inclui também o próprio cálculo, o qual requer o uso de um esquema operatório (vide Piaget 1985) que une elementos sucessivos e conduz a uma conclusão.

OS ESQUEMAS DE AÇÃO E A APRENDIZAGEM ATIVA

O sistema executivo utiliza um repertório de *esquemas de ação* próprios a cada espécie biológica, oriundos da herança genética e de aprendizado prévio. No funcionamento da rede neuronal, esses esquemas podem ser concebidos como *padrões específicos de conexão* que controlam *tipos específicos de comportamento*.

Uma origem do conceito pode ser localizada na Filosofia (a proposta de Kant de *formas a priori* atuando na cognição humana) e Biologia (Tinbergen e Lorenz, que introduziram o conceito de *padrões fixos*). Alguns etólogos estenderam o conceito, como Schiller (1949), que identificou padrões motores no chimpanzé, e Barlow (1968), que sugeriu que um padrão de ação teria diversas modalidades de realização. Nesta visão, a explicação do comportamento animal não pode ser feita em termos de estimulação reforçada e memória passiva, pois é preciso levar em conta o papel coordenativo dos esquemas de ação.

O entendimento dos processos de aprendizagem e controle do comportamento em termos de uma dinâmica de conexões da rede neuronal segue a proposta avançada por Hebb (1949), atualmente desenvolvida em modelos computacionais chamados de *conexionistas*. Os esquemas de ação estão codificados em redes neuronais especializadas, e sua ativação corresponde à liberação de transmissores e ligação com receptores de membrana específicos. Sua flexibilidade pode ser comparada com o papel das substâncias neuromoduladoras, que conferem grande plasticidade ao sistema sináptico, por meio da interferência na eficácia das ligações entre transmissores e receptores.

Um esquema de ação tem componentes diversos, alguns diretamente relacionados com o comando de comportamento, e outros que provêem uma série de ajustes que asseguram continuidade e coerência de operação para o sistema inteiro. A orientação da ação (no sentido de se *definir o tipo de comportamento* a ser executado em uma determinada situação), e a facilitação das habilidades práticas envolvidas no comportamento definido, são dois dos principais componentes. Eles são integrados com componentes motivacionais concomitantes com a preparação e deflagração do comportamento específico (neste aspecto, o conceito de esquema de ação cobre um espectro mais amplo que o de padrões motores proposto por Schiller 1949).

Comandos para outras áreas do cérebro, notadamente para a seleção da informação aferente e recuperação de rastros de memória, são comandadas por esquemas de ação atuantes no córtex pré-frontal dos primatas. No lado motivational, ocorre a concomitante geração de sentimentos e emoções (Damasio 1994), induzindo respostas psicofisiológicas, imunológicas e endócrinas. Tais processos presumivelmente dão ao organismo uma antecipação, positiva ou negativa, para uma ação que está sendo preparada. No caso de uma reação positiva, eles requerem ajustes que contribuam para aumentar a probabilidade de que a ação seja bem sucedida; caso negativa, conduz à inibição dos circuitos neuronais cuja ativação suporta o respectivo comportamento.

Considerando que a flexibilidade dos esquemas de ação possa ter gradações ao longo da escala filogenética, pode-se distinguir dois extremos:

a) esquemas que suportam uma ação *estereotipada* e *automatizada*, os quais seriam equivalentes aos padrões fixos de ação propostos por Lorenz e Tinbergen (1938). Esses esquemas são encontrados em animais como o peixe, e, geralmente, em espécies que não têm um sistema hipocampal desenvolvido (esta exigência não é rigorosa, porque a medida da inteligência animal é algo muito relativo e questionável; veja Barlow 1968 e Bitterman 1975);
b) esquemas *abertos ou plásticos*, que são especificados pela interação com o ambiente, correspondendo ao sistema executivo de primatas e outros mamíferos com um córtex pré-frontal desenvolvido (inclusive algumas espécies de cetáceos - ver Herman 1980).

A coordenação de uma determinada ação, nos animais que possuem esquemas abertos, é de fato uma *mistura* de diversos esquemas, que são combinados de acordo com o comportamento a ser executado e com os parâmetros ambientais que modulam esse comportamento à medida em que ele é executado. Em outras palavras, partes de esquemas de ação diversos, cada qual desenvolvido em diferentes ocasiões da história evolutiva da espécie, geneticamente transmitidos e modificados pela aprendizagem em cada indivíduo, são dinamicamente recombinados a cada comportamento desse indivíduo, para dar conta das situações novas com que continuamente se depara. Esta visão está de acordo com o modelo de memória de trabalho de Baddeley (1986), onde o córtex pre-frontal atua como "centro executivo", coordenando a recombinação de diversos esquemas de reconhecimento espacial e lingüístico distribuídos em várias partes do cérebro humano.

Os esquemas de ação dos mamíferos têm a propriedade interessante de serem *geneticamente* determinados para serem especificado pela *interação* do indivíduo com o ambiente. A afirmação acima pode parecer paradoxal, porque muitas vezes as determinações genéticas e a aprendizagem com o ambiente físico e social são tidas como forças opostas. Contudo, para o sistema nervoso a capacidade de ser construtivamente influenciado pelo ambiente depende de mecanismos geneticamente determinados, ou seja, o cérebro dos animais (e dos primatas em particular) *é geneticamente determinado para aprender.*

É certo que muitas das habilidades adquiridas pelos indivíduos biológicos, humanos ou não, não são geneticamente transmissíveis. Apenas os esquemas de ação que foram *gerados por mutações genéticas ou recombinação gênica (isto é, os que desde o início derivam de fatores genéticos),* e posteriormente selecionados pelos efeitos comportamentais benéficos aos seus portadores, são passíveis de serem herdados biologicamente pelos descendentes desses portadores. Pergunta-se, então: quais seriam as diferenças entre tais esquemas de ação e padrões fixos de comportamento?

A primeira diferença é que os esquemas de ação automatizados (que correspondem aos padrões fixos) são disparados por um único estímulo, mas os esquemas abertos só são ativados quando o animal executa uma ação que se "encaixa" com o esquema. Se o animal não tem o esquema, não poderá completar a ação. A segunda diferença diz respeito ao processo de aprendizagem, que sempre e necessariamente acompanha a ativação dos esquemas de ação abertos. Um esquema automatizado é um "programa" fechado, no sentido de que, quando ativado, o animal produz um comportamento estereotipado. A experiência do animal - por exemplo, avaliando os resultados obtidos ao longo do comportamento - não pode mudar o esquema ou a combinação de esquemas utilizados. O animal apenas pode mudar de um determinado padrão fixo *para um outro padrão fixo*. Por outro lado, um esquema de ação aberto (ou uma mistura desses esquemas) é especificado, caso a caso, pelo uso que dele é feito, na interação com o ambiente.

O tipo de ação efetivamente realizada, que inicialmente e/ou repetidamente encaixa com o(s) esquema(s) de ação existentes no cérebro/mente de um animal, determina a função do(s) esquema(s) no seu comportamento. Por exemplo, macacos em ambiente natural desenvolveram um esquema de ação para colher frutas das árvores; um de seus descendentes, mantido em cativeiro, pode usar o mesmo esquema para

executar uma tarefa em uma experiência científica (de fato, os pesquisadores consideram tais capacidades dos animais, quando planejam seus experimentos). Assim um esquema de ação pode ser usado em tarefas empíricas bastante diferentes, se estas tarefas se baseiam em operações cognitivas semelhantes. Podemos ainda comparar padrões fixos e esquemas de ação abertos com programas de computador: os primeiros correspondem a programas lineares, que obrigam o usuário do computador a seguir uma série pré-determinada de passos, enquanto os segundos correspondem a programas interativos, que permitem ao usuário um número grande de diferentes navegações.

Quando um animal possui um esquema aberto geneticamente determinado, e se encontra em uma situação onde executa uma ação que se encaixa ou emparelha com o esquema, ocorre um processo de *aprendizagem ativa*. Quando tal encaixe ou emparelhamento acontece, o sistema executivo do animal tem condições de exercer controle e coordenar a ação até que ela se complete, sendo que tal tipo de ação se torna facilitada para quando uma situação semelhante é apresentada.

Portanto, a aprendizagem ativa diz respeito a processos cognitivos em que um esquema de ação aberto se ajusta a uma variedade de situações, permitindo manipular a informação ativamente, de acordo com as características específicas de cada problema a ser resolvido. Uma concepção semelhante de aprendizagem ativa é encontrada na hipótese de Piaget sobre a construção de operações abstratas por crianças, com a ajuda de esquemas sensório-motores (Inhelder & Piaget 1959, Piaget 1985). A identificação de uma rede biológica que suporta este tipo de aprendizagem sem dúvida veio trazer uma nova instância de confirmação desta hipótese.

Funções Executivas do Hipocampo

Resultados experimentais sugerem que a inferência lógica não seria uma função exclusiva do córtex frontal. Duas experiências, realizadas por Eichenbaum e associados (Bunsey & Eichenbaum 1996, Dusek & Eichenbaum 1997), indicam um papel do hipocampo do rato na realização de inferência lógica. Os autores entendem esta capacidade como parte da função de memória (também veja Einchenbaum 1996, Eichenbaum 1997), a qual, de acordo com minhas considerações acima, seria uma função que dá suporte à inferência lógica.

A primeira experiência testou o envolvimento do hipocampo do rato no desempenho de duas operações lógicas, transitividade e simetria. A primeira, como se sabe, consiste em se deduzir de, por exemplo, de (A ->B) e (B ->C), que (A->C). A

segunda consiste em se deduzir de, por exemplo, (D e E), que (E e D). As tarefas foram elaboradas com a utilização de sinais familiares para ratos: *odores*.

A performance das operações lógicas foi assumida como subjacente à associação entre odores, feitas pelos ratos, em busca de uma recompensa. Na fase de treinamento, era inicialmente apresentado um pote contendo uma mistura de areia e ração odorizada, com uma recompensa enterrada (um cereal doce). Na etapa seguinte do treinamento, eram apresentados dois novos potes, com odores diferentes do da amostra. Uma recompensa enterrada em um dos potes indicava a associação entre odores considerada como correta. Na fase seguinte, de teste da capacidade associativa dos ratos, eram apresentados dois ou mais grupos de estímulos, levando o animal a formar duas ou mais associações entre sinais (por ex., [AeB] e [BeC]), e por fim era preparada uma situação na qual o animal deveria optar pela associação que indicasse a inferência lógica correta (ou seja, no caso do animal ter sido treinado para realizar a operação de transitividade, [AeC]).

Na etapa final, o primeiro pote no qual o rato começava a cavar era considerado indicador da inferência lógica realizada (Bunsey & Eichenbaum 1996). Os animais bem sucedidos nos testes eram então submetidos a uma lesão bem delimitada em uma parte do hipocampo, por meio de injeção de substância tóxica, passando depois por novos testes para se verificar se a capacidade de realização de inferências lógicas tinha sido preservada ou perdida.

Para o teste da transitividade, foram apresentados dois grupos de treinamento (grupos 1 e 2) com dois odores em cada (A e X, no grupo 1, e B e Y, no grupo 2), e duas possíveis associações para cada odor (B e Y para os odores do grupo 1, e C e Z para os odores do grupo 2). No treinamento foram fixadas as associações [AeB], e [XeY], no grupo 1; e [BeC], e [YeZ], no grupo 2. Na fase de teste, foram apresentados os odores A e X, a serem associados, respectivamente, com C e Z, ou com distratores. Vinte ratos previamente treinados associaram [AeC], e [XeZ], ou seja, realizaram a inferência transitiva. Neste momento, foi feita a lesão hipocampal desses animas, verificando-se subsequentemente uma perda da capacidade de inferência lógica transitiva. Animais utilizados como controle, os quais foram submetidos a uma injeção placebo (semelhante às demais, porém sem toxicidade), não perderam tal capacidade. Mesmo os animais lesionados ainda puderam aprender novas associações binárias (por ex., [AeB]), mas não conseguiram mais realizar a inferência transitiva, que requer uma associação ternária (a saber , de A com B e com C).

Para o teste da simetria, ratos treinados no grupo 2 acima foram expostos a uma série temporalmente invertida dos mesmos odores, utilizando-se C como amostra para uma escolha entre B e Y. Antes da lesão, eles puderam executar tal tarefa, porém depois da mesma os animais tiveram seu desempenho prejudicado. Considerando que a inversão de uma relação binária, como no caso do teste da simetria, corresponde à realização de uma associação ternária (na qual o primeiro elemento é repetido como o terceiro), então a conclusão a ser obtida de ambos os testes seria que a lesão hipocampal conduz a uma perda da capacidade de realização de associações ternárias, que seria necessária para a inferência de transitividade.

Em um estudo mais recente (Dusek & Eichenbaum 1997), os autores adaptaram, para experimentação com ratos, um teste usado por Piaget por avaliar a inferência lógica em crianças. Aqui a ênfase dos autores recaiu explicitamente em duas funções executivas, a capacidade de ordenar itens em uma seqüência, e a inferência transitiva (a mesma tratada nos experimentos acima, definida como uma "habilidade para deduzir uma relação entre itens que não foram apresentados juntos").

O experimento começou com o treinamento dos animais, induzidos a aprender relações de ordem binárias entre cinco odores: [A->B], [B->C], [C->D] e [D->E]. O teste de inferência transitiva foi definido em termos da capacidade de se concluir [B->D] (e não [A->E], devido a razões que não vou discutir aqui). A maioria dos animais do experimento aprendeu as associações binárias e foi capaz de inferir a conclusão [B->D]. Após a lesão hipocampal (desta vez, uma transecção do fórnix), os animais ainda eram capazes de realizar associações binárias, mas a capacidade de inferir a conclusão [B->D] foi completamente prejudicada. Os autores concluíram que "os resultados presentes identificam a região do hipocampo como crítica para a inferência transitiva, e indica que o hipocampo representa um papel crítico no desenvolvimento ou expressão flexível de uma capacidade de representação de relações de ordem entre itens".

Os resultados obtidos por Eichenbaum e associados sugerem que a função lógica do hipocampo seria estabelecer associações n-árias (n>2) entre itens perceptuais e/ou mnemônicos. Por exemplo, se dois itens são perceptualmente dados, uma associação com um terceiro item, não determinado perceptualmente, requeriria tal função lógica do hipocampo; se só um item é determinado perceptualmente, a associação com dois itens memorizados requer o hipocampo, etc... Seguindo uma terminologia comum entre os pesquisadores da área, eu usarei o termo *comparador* para me referir à função lógica de realizar associações entre três ou mais itens.

Nesta perspectiva, acredito que se possa interpretar a função de orientação espacial, também atribuída ao hipocampo, em termos da função acima proposta. Sabe-se que o hipocampo representa o chamado *espaço egocêntrico*, ou a localização do animal no seu ambiente, por meio do disparo de "células de lugar" (*place cells* - vide O'Keefe & Nadel 1978). Nos trinta anos em que foram estudadas tais células no rato, uma ambigüidade permaneceu: os referenciais para tal orientação espacial seriam construídos a partir de pistas perceptuais (por ex., marcos visuais), ou derivados dos movimentos prévios do animal?

Em janeiro de 1996, Gothard, Skaggs, Moore e McNaughton discutiram a existência de referenciais múltiplos, representados por três categorias de células de lugar (Gothard, 1996):

a) células que indicam o lugar onde o rato está em um determinado momento (células de localização específica);

b) células que indicam o lugar para onde o rato vai (células relativas à meta ou destino do movimento);

c) células que indicam o lugar de onde o rato está vindo (células relativas à origem imediata do movimento).

Em dezembro do mesmo ano, os mesmos autores (com a exceção de Moore; Gothard *et al*. 1996) publicaram na mesma revista um novo estudo, concluindo que a orientação espacial suportada pelo hipocampo constitui um mapa (*framework*) de referência, que é dinamicamente atualizado para se corrigir o descompasso (*mismatch*) entre a rota atual de movimento e mudanças nas pistas perceptuais ambientais que decorrem do próprio curso do movimento.

Como os dizem os autores, "embora o mapa espacial possa ser controlado através de marcos perceptuais, os neurônios do hipocampo não representam objetos ou eventos explicitamente", o que significa que a orientação no espaço é uma função executiva (e não perceptual). Sendo uma função executiva, ela implica um controle contínuo da ação, a partir das mudanças do foco da atenção. Quando o animal se locomove a partir de um marco inicial, a orientação espacial é referida a este marco, mas à medida em que se aproxima de seu destino, seu mapa espacial é atualizado com relação a este novo marco.

Esta interpretação dos resultados é consistente com a concepção do hipocampo como um comparador lógico. A construção e atualização de um mapa de referência espacial equivalente à construção de uma rede de relações entre marcos, ou seja, um

mapa espacial tridimensional requer a capacidade de associar no mínimo três itens. A *orientação no espaço*, para um animal capaz de auto-locomoção como o rato, requer o estabelecimento de relações entre *pelo menos quatro pontos*: dois que definem o plano de fundo (de onde o animal está vindo), um ponto para definir a posição atual com relação àquele plano, e um ponto para definir a posição de destino. Para animais que se movem em um espaço tridimensional, como o pombo, a orientação requer relações entre pelo menos cinco pontos.

Estudos recentes têm confirmado que o sistema hipocampal é responsável pela função executiva de orientação de espaço. Por exemplo, McHugh *et al*. (1996) mostraram que ratos geneticamente alterados nos receptores NMDA da região CA1 do hipocampo perderam a habilidade de associar sinais de origem cortical, para a produção de comportamentos adequados. Estudos com pombos têm mostrado que lesões no giro parahipocampal prejudicam o comportamento de "retorno ao lar" (*homing* – vide Bingman & Mench 1990).

Estudos com humanos, usando neuroimagem por ressonância magnética funcional (fMRI) para monitorar a ativação cerebral durante a realização de uma tarefa de orientação de espaço em um "labirinto virtual" (um videogame adaptado às condições do fMRI), mostram que as áreas corticais adjacentes ao hipocampo são seletivamente ativadas para tarefas "virtuais" de orientação espacial e aprendizagem topográfica (Aguirre *et al*. 1996, Aguirre & D'Esposito 1997).

A hipótese que o hipocampo trabalha como um comparador lógico satisfaz a esses dados, uma vez que a orientação espacial equivaleria, de acordo com a análise que fiz previamente, à associação de três ou mais pontos de referência, e à atualização deste mapa conforme os movimentos executados. Da mesma forma, outras funções conhecidas do hipocampo, como a codificação de itens de memória novos, mantendo relações pertinentes itens mais antigos, poderiam ser reconstruídas em termos da mesma operação lógica.

Funções Executivas do Córtex Pré-Frontal

A função dos lobos frontais era considerada, até meados dos anos 60, na famosa expressão de H.-L. Teuber, "um enigma". Desde então têm sido documentados aspectos diversos da função pré-frontal, a partir dos modelos teóricos e de novas tecnologias experimentais que vieram a constituir a Neurociência Cognitiva (veja Stuss *et al*. 1994). Estudos de neuroimagem tornaram possível a distinção de regiões funcionalmente

especializadas, como no caso da dissociação funcional entre as regiões ventrolateral e dorsolateral (Petrides 1994). A conjunção de resultados tornou possível uma nova síntese teórica, na qual se considera que haveria uma operação lógica comum às várias funções cognitivas dos lobos frontais, a saber a operação de *seqüenciamento*, a qual também pode ser interpretada como seqüenciamento hierárquico de submetas (*subgoals*) com relação a uma meta maior (Duncan 1995).

Diversas funções do córtex pré-frontal, bem estudadas na Neurociência Cognitiva, têm em comum a operação lógica de seqüenciamento hierárquico. Tomo como exemplos a capacidade de realizar inferências condicionais (do tipo: "se ocorre X ocorre Y, se ocorre Y então Z, então se ocorre X ocorre Z"), e a capacidade de detecção de mudança de regras de um jogo, a qual é freqüentemente estudada por meio do teste de cartas de Wisconsin (*Wisconsin Card Test*). Outros testes diversos, como o da Torre de Hanói, usados para avaliar não só a função pré-frontal, como também estabelecer índices aproximados de aspectos da inteligência (veja Jonides 1995) também podem ser entendidos como relacionados à capacidade de executar um seqüenciamento hierárquico.

O teste de cartas de Wisconsin é um procedimento padrão para o diagnóstico da ocorrência de comprometimento das funções pré-frontais, em conseqüência de lesões cerebrais de diversas naturezas. O teste requer do paciente a detecção da mudança de padrões de associação das cartas. O experimentador começa o teste associando cartas de acordo com um determinado critério (por ex., a cor das cartas), e solicita ao paciente que continue a fazer as associações corretas de acordo com o padrão observado. Algum tempo depois, ele volta a conduzir as associações, porém alterando o critério (por ex., formando pares de acordo com o naipe), e solicita novamente ao paciente que faça as associações que julgue corretas. Nessa situação, é preciso inibir o critério associativo prévio e assumir o novo, para vir a fazer as associações corretas. Quando há comprometimento pré-frontal, é grande a probabilidade de que o paciente tenha um baixo desempenho nesse teste. Um desempenho bem sucedido implica a capacidade de se estabelecer uma sucessão de ações com relação a uma regra, e alterar as ações quando se altera tal regra.

A formulação original do problema de seqüenciamento hierárquico – ou seja, como o cérebro elabora planos e coordena um comportamento composto de uma série ordenada de atos diferentes, que não são dirigidos por estímulos e não têm uma ordem intrínseca? - foi feita por Karl Lashley há 50 anos, em uma famosa conferência no

igualmente famoso Simpósio Hixon (vide Lashley 1960). Ele começou dando alguns exemplos de ações consecutivas, como falar, tocar um instrumento musical, e até mesmo de comportamentos animais, como o trotar do cavalo e o desempenho de um rato que percorre um labirinto. Esses comportamentos não podem ser explicados em termos de uma sucessão de estímulos, pois implicam na existência de um mecanismo interno de seqüenciamento.

Lashley identificou duas tentativas de explicação: a teoria da Rede Associativa Motora, que propunha que cada ato motor efetuado causaria o ato seguinte; e a teoria da Tendência Determinante, que propunha a existência de um pensamento prévio determinante da sucessão de atos motores. Depois de criticar tais teorias, ele propôs a "existência de esquemas gerais de ação, que determinam a sucessão de atos". Tomando como exemplo a linguagem humana, ele sugeriu que "a sintaxe é um padrão geral imposto aos atos específicos". Restava ainda elucidar o que ele chamou de "Problema da Ordem Consecutiva", a saber, "a natureza do mecanismo seletivo pelo qual os atos particulares são escolhidos neste processo" (Lashley 1960).

Cinqüenta anos depois, nota-se que um número significativo de pesquisas têm mostrado que este mecanismo - que chamamos aqui de *seqüenciamento hierárquico* - ocorre principalmente nos primatas e cetáceos, sendo suportado por estruturas do córtex pré-frontal. Tal tipo de operação lógica tem papel relevante em diversas funções executivas, mobilizando uma grande rede neuronal cerebral envolvida no planejamento e seqüenciamento do comportamento. Esta rede depende crucialmente das redes de realimentação com o sistema motor, incluindo estruturas subcorticais como a formação reticular, cerebelo e os gânglios de base. Pode-se hipotetizar que as estruturas pré-frontais têm o papel central de definir as seqüências de atos a serem executados, enquanto o córtex motor deflagra o movimento voluntário e o cerebelo monitora a transição entre as fases da ação, na medida em que as mesmas ocorrem (monitoramento "*on line*").

Coerência e Auto-Determinação do Pensamento

A existência de coerência e auto-determinação nos processos de pensamento têm levado, ao longo da história, a diversas teorias filosóficas sobre a *verdade* e o *livre-arbítrio*. Não vou aqui abordar os aspectos metafísicos destas questões, mas apenas discutir brevemente possíveis origens neurobiológicas da coerência e auto-determinação do pensamento, que seriam características que se manifestam não só no

comportamento humano, como em diversas outras espécies (a respeito das discussões sobre a cognição animal, ver Thomas (1996) e Bekoff & Jamieson 1996; para uma introdução ao assunto, Pearce 1997).

A coerência do pensamento pode ser considerada um resultado de *princípios puramente internos*, ou o resultado *das interações entre o organismo e o ambiente*. Como os processos de pensamento seriam suportados por esquemas operatórios encarnados em processadores neuronais, e como tais processadores derivam em parte de fatores genéticos, pode-se afirmar que as interações prévias entre os antepassados dos animais e seus respectivos ambientes, que deram origem a tal herança genética, estão implícitas em todos os tipos de processos de pensamento.

Mas esse fato por si só não garante a coerência lógica, porque os mesmos esquemas também operam na constituição dos *sonhos*, que são pobres em coerência lógica. Durante o sono REM, quando ocorrem os sonhos, a ativação das assembléias neuronais que codificam os esquemas pode acontecer aleatoriamente, como discutido por Hobson (1994).

O funcionamento cerebral durante o sonho, como se sabe, é privado do mecanismo de reaferência, o qual, como salientamos anteriormente, seria central para o desenvolvimento filogenético e ontogenético das funções executivas. Durante o sono REM ("rapid eye movement"), praticamente nenhuma outra atividade motora ocorre, uma vez que, como se sabe, as terminações efetoras do cérebro estão desconectadas do restante do corpo devido à ação de um relê químico, localizado na altura do pescoço. Portanto, os esquemas operatórios usados na geração das sucessões de episódios durante os sonhos não são suficientes produzir coerência lógica.

Conclui-se, portanto, que a coerência do pensamento dependeria da interação do cérebro com o restante do corpo e com o ambiente, por meio da reaferência, como se induz também das análises feitas pelos filósofos pragmatistas (por ex., James 1907). Desse modo, a existência de processos reaferentes em outras espécies que não a humana, poderiam ser indicadores da existência de processos de pensamento logicamente coerentes, dando suporte ao comportamento adaptativo (vide os argumentos apresentados por Griffin 1984).

Como processos de auto-organização têm sido identificados nos domínios da Física, Química, Biologia e Ciências Humanas, a afirmação de que os processos de pensamento seriam auto-determinados pode parecer trivial. Pergunto, então, que

mecanismos seriam subjacentes à auto-organização de pensamento, ou melhor, quais são os elementos que se organizam e por meio de que interações?

Para ilustrar este tipo de processo, dou dois exemplos extraídos da vida cotidiana. Primeiro, o comportamento de cães treinados, de se buscar um objeto (bola, anel de plástico) lançado por seu dono; segundo, o comportamento de um músico, que usa habilidades ancestrais para tocar um instrumento que não existia ao tempo de seus antepassados.

Os cachorros não têm um esquema de ação específico para o comportamento de buscar um objeto arremessado por um ser humano. Possivelmente tal ação é coordenada por meio de uma recombinação de esquemas de ação desenvolvido pelos seus antepassados em contextos diferentes e com funções diferentes. Esse comportamento não é, portanto, inato ou automatizado, mas precisa ser aprendido ativamente. O sucesso da aprendizagem é possível, neste caso, porque os cachorros têm os componentes de esquemas de ação necessários para o comportamento novo a ser aprendido. Uma vez instruído o animal, a recombinação desses esquemas pode ser espontaneamente reproduzida em outras situações.

Em um contexto adaptativo ancestral, os cachorros desenvolveram um esquema de ação para caçar pequenos animais que se moviam de modo semelhante à bola ou anel de plástico recobrado. Além disso, os antepassados dos cachorros atuais viviam em grupos, com uma hierarquia de domínio entre os indivíduos. Uma presa apanhada por qualquer cachorro deveria presumivelmente ser trazida à presença de outro indivíduo mais alto na hierarquia. Um esquema de ação para a coordenação deste comportamento social foi desenvolvido. No contexto novo de domesticação humana, os mesmos esquemas foram usados de novo para outra função; agora o lugar do cachorro dominante está ocupado pelo ser humano, e o pequeno animal foi substituído por um artefato humano.

Tal mudança de função requer associações novas, que resultam de uma reorganização no sistema executivo, a partir da recombinação de alguns componentes. Os estímulos externos induzem tal reestruturação, mas não determinam o processo. Processos de "condicionamento" não podem ser tomados no sentido literal do termo ”condicionar", pois neste caso seria possível ensinar o mesmo "truque" a diversas outras espécies; contudo, só haverá aprendizagem nas espécies que possuírem os componentes de esquemas de ação que são necessários para o desempenho da tarefa.

O treinador não tem condições de ensinar os próprios esquemas; na verdade, ele se limita a induzir uma reorganização nos mesmos que se fará segundo as características dos próprios esquemas, e também segundo o contexto no qual o animal se encontra. Aplica-se aqui, portanto, a idéia de auto-organização. Os animais estão aprendendo a partir dos seus próprios esquemas de ação, que interagem e espontaneamente se recombinam. Quando o sistema cognitivo tem que se adaptar a uma situação nova, e a informação perceptual e mnemônica disponível não é suficiente para a coordenação de ação, pode ocorrer uma reestruturação dos esquemas de ação, constituindo uma *auto-organização*, no sentido de que uma configuração nova emerge da interação de elementos previamente existentes, permitindo o desempenho uma nova função.

Outro exemplo de auto-organização do pensamento, no caso o pensamento não-verbal humano, está na aprendizagem de um instrumento musical. Por exemplo, a bateria, na forma em que existe contemporaneamente, é uma combinação de pratos e tambores, de forma a serem tocados por uma pessoa. No passado, os diversos pratos e tambores eram tocados por pessoas diferentes, como ainda ocorre nas bandas escolares e militares, e nos blocos de carnaval.

É claro que nós não possuímos esquemas de ação desenvolvidos para tocar bateria, mas podemos fazer isto usando esquemas de ação desenvolvidos no passado para outras funções comportamentais completamente diferentes. Os movimentos dos pés acionando pedais são coordenados através de esquemas originalmente usados para caminhar, mover objetos, ou mesmo lutar (é praticamente impossível determinar estas origens). Nas funções originais, o movimento de um pé foi sincronizado com o outro, e esta é possivelmente a razão pela qual os bateristas precisam desaprender esta dependência do movimento dos pés (isto é, precisam aprender a "independência", ou seja, a capacidade de acionar um pedal com um pé independentemente do outro).

No caso de pensamento humano, a auto-organização envolve outras dimensões além dos esquemas de ação motora, a saber, envolve esquemas que controlam a articulação da linguagem simbólica. Tal linguagem *opera no domínio da comunicação entre seres humanos*, sendo suportada por mecanismos específicos do cérebro. O sistema executivo humano inclui áreas especializadas para a linguagem, a área de Broca nos lobos frontais, e a área de Wernicke na área associativa temporo-parietal. O feedback entre estas áreas pode ser interno - o fenômeno que Luria (1970) chamou de “fala interna” - ou externo (percebendo-se a própria vocalização, ou falando a outro

humano e recebendo uma resposta). O uso significativo da linguagem, no contexto da comunicação humana, também requer outras áreas cerebrais (veja Stuss & Benson 1990, Goldberg 1990).

Por outro lado, como todo processo de auto-organização possui limites, é esperado que determinados tipos de problemas que ocorram na interação entre os processadores não possam ser solucionados em nível eletroquímico e demandem outros tipos de interação. A ocorrência de conflito sistêmico generalizado poderia conduzir a uma ruptura desse tipo de sistema, caso não houvesse um mecanismo complementar, operando em um outro nível, que pudesse oferecer uma solução eficaz para tais conflitos.

Em trabalhos recentes (Pereira Jr. & Rocha 2000, Rocha *et al*. 2001), tenho proposto que a emergência dos processos de *consciência* teria ocorrido ao longo da evolução como forma de se resolver o conflito sistêmico interior aos sistemas nervosos que atingiram alto grau de complexidade. Esses processos possivelmente envolveriam uma maior coerência dos sistemas cognitivos e afetivos dos animais, que dariam suporte a um conceito de identidade pessoal (o Eu ou o "Self"), o qual por sua vez se manifestaria em comportamentos elaborados, nos quais a inserção do indivíduo no grupo social é refletida pelos próprios agentes, dando origem às formas *simbólicas* (Deacon 1997) de representação do mundo e comunicação social.

REFERÊNCIAS

Aguirre GK, Detre JA, Alsop DC, D'Esposito M. 1996. The parahippocampus subserves topographical learning in man. *Cerebral Cortex* 6: 823-9.

Aguirre KA, D'Esposito M. 1997. Environmental knowledge is subserved by separable dorsal/ventral neural areas. *The Journal of Neuroscience* 17: 2512-8.

Allen G, Buxton R, Wong E, Courchesne E. 1997. Atentional activation of the cerebellum independent of motor involvement. *Science* 275: 1940-3.

Baddeley AD. 1986. *Working Memory*. Oxford: Oxford University Press.

Barlow GW. 1968. Ethological units of behavior. pp. 217-37. *In*: Ingle D (ed.). *The Central Nervous System and Fish Behavior*. Chicago: University of Chicago Press.

Bekoff M, Jamielson D (eds.). 1996. *Readings in Animal Cognition*. Cambridge: MIT Press.

Bingman VP, Mench JA. 1990. Homing behavior of hippocampus and parahippocampus lesioned pigeons following short-distance realeases. *Behavioral Brain Research* 40: 227-38.

Bitterman ME. 1975. The comparative analysis of learning. *Science* 188 (4189): 699-709.

Bunsey M, Eichenbaum H. 1996. Conservation of hippocampal memory function in rats and humans. *Nature* 379: 255-7.

Clark A. 1996. *Being There*. Cambridge: MIT Press.

Cohen NJ, Eichenbaum H. 1994. *Memory, Amnesia and the Hippocampal System*. Cambridge: MIT Press.

Damasio AR. 1994. *Descartes' Error*. New York: Grosset/Putnam.

Deacon TW. 1997. *The Symbolic Species: The Co-Evolution of Language and the Brain*. New York: WW Norton and Co.

D'Esposito M. Grossman M. 1996. The physiological basis of executive functions and working memory. *The Neuroscientist* 2: 345-52.

Duncan J. 1995. Attention, Intelligence and the frontal lobes. pp. 721-33. *In*: Gazzaniga M (ed.) *The Cognitive Neurosciences*. Cambridge: MIT Press.

Dusek JA, Eichenbaum H. 1997. The hippocampus and memory for orderly stimulus relations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 7109-14.

Eichenbaum H. 1996. Is the rodent hippocampus just for 'place'? *Current Opinion in Neurobiology* 6: 187-95.

Eichenbaum H. 1997. To cortex: thanks for the memories. *Cell* 19: 481-4.

Gallistel R. 1996. Neurons and Memory. pp.71-89. *In*: Gazzaniga MS (ed.). *Conversations in the Cognitive Neurosciences*. Cambridge: MIT Press.

Goldberg E. 1990. Higher vortical functions in humans: the gradiental approach. pp. 229-76. *In*: Goldberg E (ed.). *Contemporary Neuropsychology and the Legacy of Luria*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum.

Goldman-Rakic PS. 1987. Circuitry of primate prefrontal cortex and regulation of behavior by representational memory. pp. 373-417. *In*: Mountcastle V (ed.). *Handbook of Physiology*, Section 1: The Nervous System, Volume V: Higher Functions of the Brain, Part 1. Bethesda: American Physiological Society.

Goodale M, Milner A. 1992. Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neuroscience* l5: 20-5.

Gothard KM, Skaggs WE, McNaughton BL. 1996. Dinamycs for mismatch correction in the hippocampal ensemble code for space: interaction between path integration and environmental cues. *The Journal of Neuroscience* 16(24): 8027-40.

Gothard KM, Skaggs WE, Moore KM, McNaughton BL. 1996. Binding of hippocampal CA1 neural activity to multiple reference frames in a landmark-based navigation task. *The Journal of Neuroscience* 16(2): 823-35.

Griffin DR. 1984. *Animal Thinking*. Cambridge: Harvard University Press.

Hebb D. 1949. *The Organization of Behavior: a Neurophysiological Theory*. New York: John Wiley.

Herman LM. 1980. Cognitive characteristics of dolphins. pp. 363-429. *In*: Herman LM (ed.). *Cetacean Behavior: Mechanisms and Functions*. New York: Wiley-Interscience.

Hobson JA. 1994. *The Chemistry of Conscious States*. Boston: Back Bay Books.

Inhelder B, Piaget J. 1959. *La Genese des Structures Logiques Elementaires*. Neuchatel: Editions Delachaux & Niestle.

James W. 1907. *Pragmatism*. New York: Dover (reedição).

Jonides J. 1995. Working memory and thinking. pp. 215–65. *In*: Smith EE, Osherson DN (eds.). *An Invitation to Cognitive Science*, vol. 3: *Thinking*. Cambridge: MIT Press.

Lasheley K. 1960. *The Neuropsychology of Lashley*. New York: McGraw-Hill.

Lorenz K, Tinbergen N. 1938. Taxis and instinctive action in the egg-retrieving behavior of the greylag goose. pp. 176-208. *In*: Schiller CH (ed.). 1957. *Instinctive Behavior*. New York: International Universities Press.

Luria AR. 1973. The working brain. Haigh B (trad.). New York: Basic Books.

McHugh TJ, Blum KI, Tsien JT, Tonegawa S, Wilson MA. 1996. Impaired hippocampal representation of space in CA1-specific NMDAR1 knockout mice. *Cell* 87: 1339-49.

Miller EK, Erickson CA, Densimone R. 1996. Neural mechanisms of visual working memory in prefrontal cortex of the macaque. *The Journal of Neuroscience* 16: 1-14.

Milner B, Corkin S, Teuber H-L. 1968. Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome: 14-year follow-up study of HM. *Neuropsychologia* 6: 215-34.

O'Keefe J, Nadel L. 1978. *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford: Clarendon.

Pearce JM. 1997. *Animal Learning and Cognition*. East Sussex: Psychology Press/Erlbaum.

Pereira Jr. A, Rocha AF. 2000. Auto-organização físico-biológica e a origem da consciência. pp. 129-52. *In*: Gonzales ME, D'Ottaviano I (eds.). *Auto-Organização: Estudos Interdisciplinares*. Campinas: CLE/UNICAMP.

Petrides M. 1994. Frontal Lobes and Behaviour. *Current Opinion in Neurobiology* 4: 207-11.

Petrides M. 1996. Lateral frontal cortical contribution to memory. *Seminars in The Neurosciences* 8: 57-63.

Piaget J. 1985. *The Equilibration of Cognitive Structures*. Chicago: University of Chicago Press.

Rocha A, Pereira Jr A, Coutinho F. 2001. NMDA Channel and consciousness: from signal coincidence detection to quantum computation. *Progress in Neurobiology* 64(6): 555-73.

Schacter DL. 1989. On the relation between memory and consciousness: dissociable interactions and conscious experience. pp. 355–89. *In*: Roediger III HL, Craik FIM (eds.). *Varieties of Memory and Consciousness*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum Asssociates.

Schiller PH. 1949. Innate motor action as a basis for learning. pp. 264-87. *In*: Schiller CH (ed.). (1957). *Instinctive Behavior*. New York: International Universities Press.

Smith EE, Jonides J. 1997. Working memory: a view from neuroimaging. *Cognitive Psychology* 33: 5-42.

Sokolov EN. 1975. The neuronal mechanisms of the orienting reflex. pp. 217-35. *In*: EN Sokolov, OS Vinogradova (eds.). *Neuronal Mechanisms of the Orienting Reflex*. New York: Lawrence Erlbaum.

Squire LR. 1992. Memory and the hippocampus: a synthesis from findings with rats, monkeys and man. *Psychological Review* 99: 195-231.

Stuss DT, Benson DF. 1990. The frontal lobes and language. pp. 29-50. *In*: Goldberg E (ed.). *Contemporary Neuropsychology and the Legacy of Luria*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum.

Stuss DT, Eskes GA, Foster JK. 1994. Experimental neuropsychological studies of frontal lobe functions. pp. 149-85. *In*: Boller F, Graffman J (eds.). *Handbook of Neuropsychology* Vol.9. New York: Elsevier Science.

Thomas RK. 1996. Investigating cognitive abilities in animals: unrealized potential. *Cognitive Brain Research* 3: 157-66.

Von Holst E, Mittelstadt H. 1950. Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften* 37: 464-76.

Von Uexkull J. 1934. A stroll into the worlds of animals and man. pp. 5-80. *In*: Schiller CH, Lashley KS (eds.). 1957. *Instinctive Behavior*. New York: International Universities Press.

Capítulo 6

BASES NEUROBIOLÓGICAS DO COMPORTAMENTO

Anette Hoffmann

ahoffman@fmrp.usp.br

Percília Cardoso Giaquinto

percilia@rfi.fmrp.usp.br

Departamento de Fisiologia, Faculdade de Medicina

Universidade de São Paulo, USP, Ribeirão Preto, SP, Brasil

INTRODUÇÃO

Duas são as funções básicas do sistema nervoso central: promover a homeostase e organizar os comportamentos (Timo Iaria, 1985). Num dado comportamento podemos distinguir componentes somatomotores, neurovegetativos (inclusive hormonais), e mentais, o que nos autoriza defini-lo de forma abrangente, como o conjunto destas manifestações. Esta concepção expandida de comportamento encontra apoio no fato de que estes componentes se manifestam paralelamente e não secundariamente ao componente motor, usualmente tido como o comportamento em si. Destes componentes, o mental adquiriu uma importância crescente na evolução filogenética dos vertebrados, em função da extraordinária expansão do telencéfalo, sobretudo das regiões neocorticais. O grau de mobilização de cada um dos componentes dos comportamentos é bastante variável. Naqueles com alto grau de envolvimento somático também as alterações neurovegetativas são consideráveis, visto que necessárias para oferecer o suporte energético. Mas mesmo quando o componente somático é mínimo como durante um ato mental, por exemplo, uma operação matemática, ocorrem variações apreciáveis de fluxo sanguíneo nas áreas cerebrais implicadas. Além disso, os padrões somáticos e neurovegetativos dos comportamentos são organizados paralelamente nos diferentes níveis do sistema nervoso central.

Comportamentos são usualmente induzidos por estímulos ambientais que atuam sobre os exteroceptores, mas podem igualmente sê-lo por estímulos internos atuando sobre receptores viscerais e centrais. As vísceras abrigam receptores de diferentes modalidades, sendo que as informações procedentes dos nociceptores transitam por fibras que perifericamente acompanham o trajeto dos eferentes simpáticos e que à semelhança do que acontece com as fibras da sensibilidade somática, penetram na medula espinhal pela raiz dorsal, em cujo gânglio está seu corpo celular. Estes aferentes primários fazem sinapse com neurônios de segunda ordem situados na medula espinhal, que se projetam para o complexo talâmico ventroposterior e dali, por um neurônio de terceira ordem, para o córtex insular (Saper, 2002). Os aferentes dos demais receptores viscerais inclusive os arteriais (baro e quimiorreceptores) se incorporam aos nervos vago e glossofaríngeo e penetram no sistema nervoso central na região bulbar, estabelecendo sua primeira sinapse no núcleo do trato solitário.Deste núcleo, neurônios terciários levam a informação para o complexo talâmico ventroposterior que se projeta para o córtex insular visceral (Saper, 2002). É necessário considerar ainda a existência

de receptores centrais, usualmente situados em *regiões hipotalâmicas* ou *periventriculares*. A estimulação de receptores viscerais (exceto dos nociceptores) e centrais induz respostas homeostáticas, envolvendo o sistema neurovegetativo, destinadas a corrigir alterações do meio interno. Caso não o consigam, são acionados comportamentos neste caso também ditos homeostáticos. Além dos efeitos específicos relatados, a estimulação dos aferentes viscerais pode interferir com o estado geral do organismo como modular o grau de vigilância, em decorrência da conexão do núcleo do trato solitário com regiões envolvidas com os sistemas reguladores. Finalmente, comportamentos podem ser induzidos voluntariamente por processos internos ainda pouco conhecidos e dependentes do grau de complexidade do sistema nervoso central.

Em qualquer das circunstâncias acima mencionadas, no desenrolar de um comportamento, novos estímulos são enviados ao sistema nervoso central, induzindo respostas ao novo contexto. Isto é, o comportamento se desenrola no tempo e no espaço e é monitorado por retroalimentação sensorial. Passaremos a analisar em seguida os diferentes níveis do sistema nervoso central implicados hierarquicamente na organização dos comportamentos (Figs. 1 e 2). Estes níveis, em função das informações procedentes dos exteroceptores, adicionam aos comportamentos em graus variáveis, componentes reflexos, pré-programados e/ou voluntários. Veremos também como ocorre a interação entre estes níveis. Evidentemente que em última instância, para a expressão do componente objetivo do comportamento, são acionados os sistemas motores somático e neurovegetativo, inclusive o humoral.

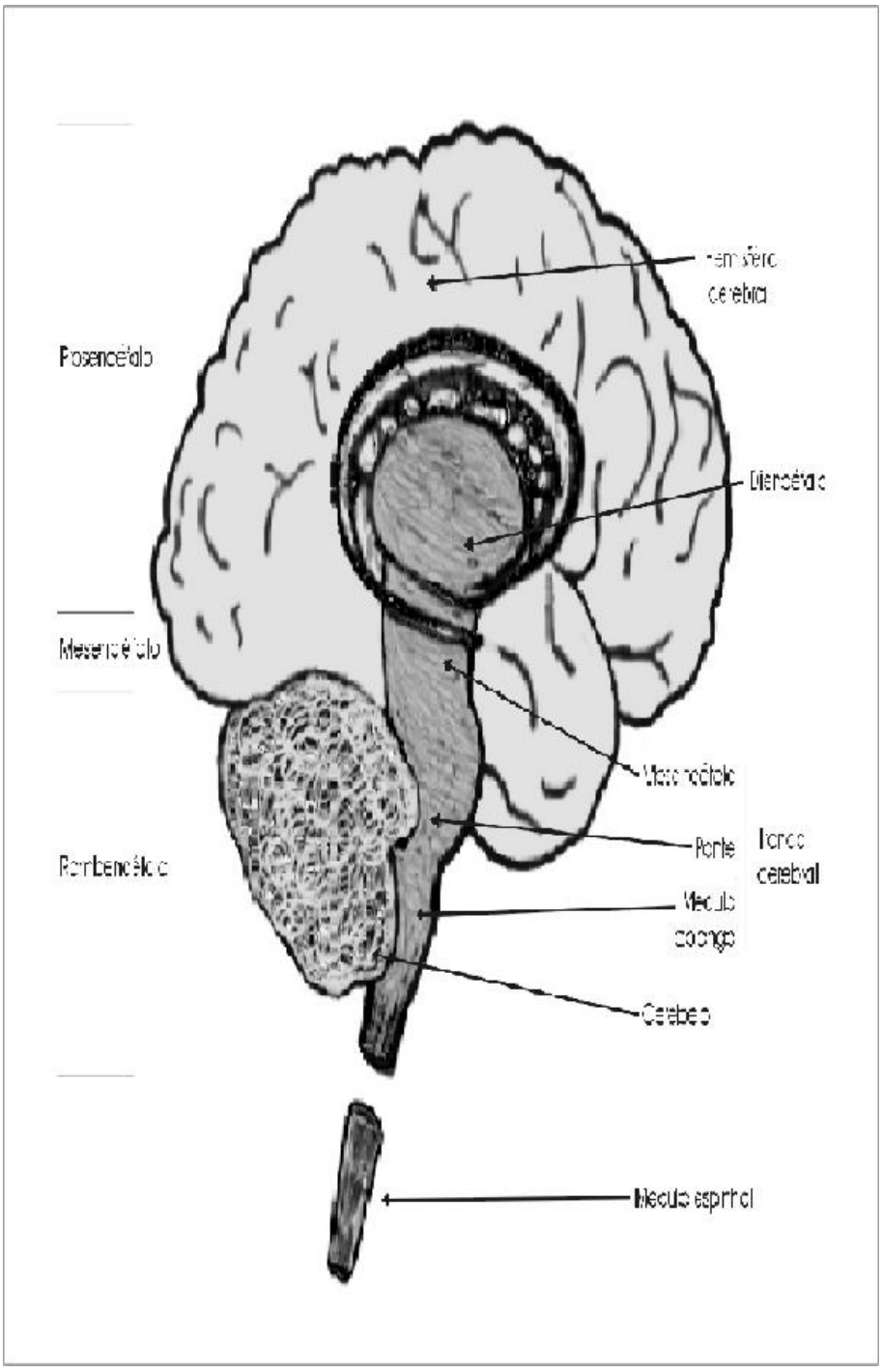


Figura 1. Divisões anatômicas do sistema nervoso central.

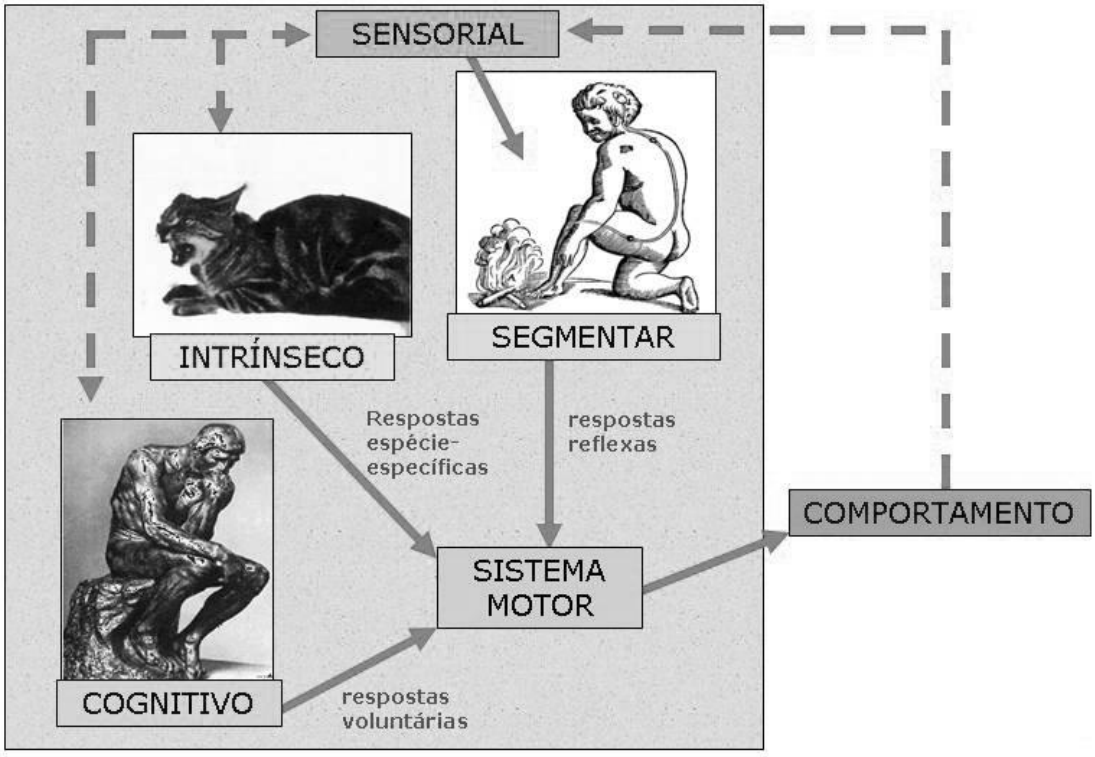


Figura 2. Desenho esquemático mostrando a divisão do sistema nervoso central em níveis funcionais organizado hierarquicamente. Esta hierarquia tem fundamentação filogenética e não exclui a interdependência dos 3 níveis funcionais propostos. Modificado de Swanson *et al*. 1999.

O NÍVEL DE ORGANIZAÇÃO SEGMENTAR

No nível segmentar (Fig. 2), portanto medula espinhal e rombencéfalo (Fig.1), informações exteroceptivas podem mobilizar reflexos somáticos pela estimulação de motoneurônios agonistas do corno anterior da medula espinhal (e inibição dos antagonistas). Mas eventualmente a mesma informação pode, via conexões intrasegmentares, estimular neurônios pré-ganglionares autonômicos da coluna intermediolateral ou do tronco cerebral, induzindo também alterações neurovegetativas reflexas. No caso de um estímulo nociceptivo somático, a mesma informação levada à medula espinhal por aferentes nociceptivos pode, através de um colateral do neurônio aferente primário, ativar interneurônios que aferentam neurônios simpáticos pré-ganglionares da coluna intermediolateral. Em decorrência da ativação destes neurônios simpáticos da coluna intermediolateral ocorre vasoconstricção local, importante para reduzir o sangramento em caso de lesão da pele. A resposta de retirada (ou reflexo de flexão) decorrente é acompanhada também de aumento de pressão arterial e de

freqüência cardíaca. Este efeito cardiovascular decorre da ativação de neurônios nociceptivos de segunda ordem do trato espinotalâmico, cujos colaterais axônicos chegam à área rostral ventrolateral do bulbo, causando ativação simpática generalizada.

No passado, as respostas segmentares (ou reflexas) foram estudadas em animais ditos espinhais, portadores de transecções em diferentes níveis da medula espinhal ou do tronco cerebral. Este tipo de preparação responde a estímulos externos mediante reflexos. Reflexos são respostas elementares rápidas, visto que dependentes de conexões paucissinápticas que facilitam o rápido acesso da informação, vinda pelos aferentes sensoriais, aos neurônios efetores. Desde os primórdios da neurofisiologia, as respostas reflexas chamaram atenção por seu aparente caráter estereotipado, linear, finalista, inconsciente e previsível. Delas valeu-se Descartes (1596-160), um dos ideólogos da ciência moderna, para sustentar seu sistema filosófico de separação entre corpo e alma (dualismo). O corpo, no seu entender, funciona como um autômato natural, uma máquina, à qual não somos redutíveis. Somos seres pensantes (*res cogitans*). Entretanto, Descartes não foi um experimentador e preocupou-se mais com a consistência lógica de seu sistema de pensamento do que com a realidade empírica do reflexo. Afora a vinculação estímulo/resposta e a ocorrência automática desta notadas por Descartes, sua visão anatomo-funcional do reflexo não tem apoio em dados experimentais, mas é fruto de especulação. Ele não inventou nem o termo nem o conceito de reflexo. O que fez foi afirmar a constância da ligação entre excitação e reação. Faltaram-lhe o conhecimento da distinção das vias aferente e eferente e da natureza segmentar dos reflexos, além da natureza do processo de condução da mensagem pelos nervos. Por isso, nesta questão, historiadores da ciência como Canguilhen (1989), não o consideram um precursor. No entanto, sua visão dualista da relação mente-corpo se estende até nossos dias, sobretudo no terreno da psicologia. Outros pesquisadores se dedicaram ao estudo do reflexo nos séculos subseqüentes, apontando seu caráter segmentar e seu significado fisiológico. No século XIX o assunto mereceu a atenção dos clínicos, entre eles Jendrassik. Em decorrência de observações em pacientes humanos, passou-se a ver o reflexo como uma resposta que não é necessariamente linear, finalista e rígida e que sua ausência não constitui necessariamente uma patologia. Coube a Sherrington, no final do século XIX e início do século XX, mostrar, por engenhosos experimentos, que a resposta reflexa depende do estado geral do organismo. O movimento reflexo é a reação de um todo orgânico. No entender deste cientista, a individualização do reflexo tal como feita em laboratório,

é uma “ficção conveniente”, sem sentido biológico (Sherrington, 1948).

O acima dito para os reflexos somáticos vale igualmente para os reflexos autonômicos. Assim, por exemplo, a habilidade do barorreflexo no controle da pressão arterial pode ser afetada pela chegada de outras mensagens sensoriais de aferentes autonômicos, como aquelas dos quimiorreceptores, de aferentes somáticos, principalmente nociceptivos, ou por estimulação de estruturas supra-segmentares envolvidas na organização dos comportamentos. Nos comportamentos em que a mobilização somática é intensa, em que há necessidade de maior aporte sanguíneo para o território muscular, o ganho do barorreflexo pode estar reduzido. È o que ocorre durante o comportamento defensivo. A substância cinzenta periaquedutal, considerada a via final comum deste comportamento, envia projeções para estruturas bulbares (Bandler *et al.*, 1991) envolvidas no baroreflexo, podendo modulá-lo. Portanto, as funções homeostáticas destinadas a estabilizar intrinsecamente o organismo, podem ser alteradas em benefício dos comportamentos.

Segundo estudos de Sherrington datados do início do século XX, a medula espinhal opera apenas reflexamente e a função reflexa é dependente da entrada sensorial. Um cientista contemporâneo de Sherrington, mas menos conhecido que ele, chamado Graham Brown, mostrou que a locomoção pode ocorrer em animais espinhais com deaferentação bilateral da raiz dorsal, postulando em decorrência que ela depende da atividade espontânea de circuitos neuronais da medula espinhal e do tronco cerebral (Brown, 1914). Seus trabalhos ficaram esquecidos por longos anos, mas o assunto foi retomado na década de 1960. A atividade neuronal gerada intrinsecamente a nível segmentar, responsável pela locomoção, é autônoma, podendo ser modulada pelo influxo sensorial e por influências supra-segmentares procedentes dos níveis intrínseco e cognitivo (Bernstein, 1967).

O NÍVEL DE ORGANIZAÇÃO INTRÍNSECO

Informações sensoriais podem também atingir regiões supra-segmentares e subcorticais do sistema nervoso onde se situam os substratos neurais dos diferentes comportamentos. Este nível de análise é denominado intrínseco (Fig. 2). Para cada comportamento há um conjunto de regiões específicas envolvidas, com suas conexões e neurotransmissores. Esta organização é fixa e geneticamente programada. Isto significa que a estimulação elétrica ou química destes sítios pode induzir um dado

comportamento ou fragmentos dele. A análise sistemática deste nível de organização foi empreendida na década de 1920 pelo fisiologista suíço Walter Rudolf Hess, prêmio Nobel de Medicina em 1949. Hess observou que a estimulação de regiões prosencefálicas em gatos acordados com eletrodos implantados induzia respostas ligadas a comportamentos (alimentar, defesa, auto-limpeza) paralelamente a alterações neuro-vegetativas de suporte (Hess, 1954). Como notável pensador da ciência, Hess não acreditava na existência de "centros nucleares" responsáveis pelos comportamentos, como antes dele pensavam os frenologistas e seus seguidores. No seu entender, estruturas integradas em redes forneciam o substrato neural dos comportamentos (Akert, 1999). O mais notável de seus experimentos ou pelo menos aquele que forneceu substrato para reflexões em seus últimos 20 anos de vida (faleceu aos 92 anos de idade) foi a observação de respostas defensivo-agressivas, em decorrência da estimulação da região perifornical do hipotálamo. Chamou-lhe atenção, além da já aludida concomitância de componentes somáticos e autonômicos (retração das orelhas, piloereção, midríase, arqueamento do dorso, vocalização, aumento de pressão arterial, freqüência cardíaca e respiratória), o fato de a resposta se manifestar de forma dramática, podendo culminar em ataque ao observador. O comportamento do animal parecia perfeitamente direcionado (*goal directed*) e emocionalmente afetado, como em estados de ansiedade, medo e ira, manifestados por humanos. Apesar de apregoar a necessidade de incorporar aspectos biológicos das funções psíquicas no domínio das ciências fisiológicas, acreditava Hess que a natureza da experiência subjetiva não poderia ser causalmente inteligível. A maneira como a natureza agia para transformar eventos orgânicos objetivos, codificados por informação neural, em experiências psíquicas subjetivas como sentimentos, pensamentos, impulsos voluntários (*willful*) possivelmente nunca será entendido, dizia. Em certo sentido, os achados de Hess apoiaram idéias anteriores de Freud e Lorenz os quais viram a agressão como algo interno ao homem e com raízes evolutivas, o primeiro pelo método interpretativo e a partir da observação em humanos e o outro a partir de estudos etológicos. Na visão de Lorenz, os comportamentos não são apenas reativos, podem ser auto-induzidos. O homem como outros animais, desenvolveu um ***drive*** para agressão intra-específica. O sistema nervoso não necessita esperar por estímulos, estes podem nascer internamente, dando lugar a comportamentos "espontâneos". Haveria um ***drive*** interno, uma energia, que necessita encontrar expressão. Dentro deste modelo, o comportamento termina porque a energia é descarregada em ação. Assim como existe um repertório de

movimentos expressivos de ameaça, há outros de apaziguamento, cujo significado é entendido por outros animais. Posturas de submissão, por exemplo. Ou o sorriso nos humanos. Na visão de Freud, apenas a civilização (super-ego) poderia contrapor-se ou fazer recuar a agressividade interna. O modelo energético da motivação não é aceito por neurobiologistas contemporâneos, mas tem valor, por exemplo, na psicanálise. Diferentemente de Freud e Lorenz, Hess apontou para a existência de bases neurais para os componentes psíquicos dos comportamentos.

Em se tratando dos comportamentos ditos homeostáticos (alimentar, ingestão de líquidos, etc.), o hipotálamo exerce uma função central dado seu envolvimento direto na regulação das funções endócrinas via hipófise, das funções autonômicas graças a uma via descendente originada no núcleo paraventricular e da geração de padrões comportamentais básicos. Neste contexto, é preciso lembrar que o hipotálamo não só abriga osmo, glico, natrio e termoceptores, sensíveis a alterações na composição sanguínea, como informações ambientais e viscerais o alcançam levadas por vias das sensibilidades somática e visceral. Foi demonstrado no rato que um trato espino-hipotalâmico se projeta para o hipotálamo medial e lateral, levando informações sensoriais tanto de fontes viscerais como somáticas. Informações sensoriais devidamente processadas também podem vir de outras fontes, como núcleo do trato solitário, núcleo parabraquial, e substância cinzenta periaquedutal (Cameron, 2002).

COMPORTAMENTOS HOMEOSTÁTICOS: o exemplo do comportamento alimentar

A assimilação, o armazenamento e a utilização de nutrientes energéticos constituem um sistema homeostático essencial para a vida. O balanço energético é regulado por múltiplas informações neuroendócrinas e comportamentais que são integradas no hipotálamo. Muito dessa regulação envolve modulação do comportamento alimentar através de neuropetídeos de saciedade e anti-saciedade, os quais atuam via receptores, no controle do apetite (Kalra *et al*., 1999).

Papel do Sistema Nervoso Central

Por muitos anos, o hipotálamo foi considerado a chave controladora da ingestão de alimentos. Esta visão derivou-se de experimentos clássicos em que a tomada de alimento foi estudada em ratos com lesões em várias áreas cerebrais. Tais estudos

claramente identificaram duas regiões no hipotálamo que influenciam o comportamento alimentar:

Hipotálamo Lateral (centro da fome): animais com lesões nesta área tornam-se anoréxicos e perdem peso;

Hipotálamo Ventromedial (centro da saciedade): animais com lesões nesta área comem em demasia e tornam-se obesos.

Entretanto, esse modelo logo provou ser muito simples. O hipotálamo lateral não apenas contém neurônios, mas também feixes de fibra de passagem, sendo que uma lesão em ambos poderia provocar afagia. Da mesma forma, lesão das fibras que passam pelo hipotálamo ventromedial também causaria lesão no núcleo paraventricular do hipotálamo, por si só causadora de hiperfagia (Kolb & Whishaw, 2002). Assim, concluiu-se que o hipotálamo controla um maior número de funções da alimentação que apenas as atividades do hipotálamo lateral e ventromedial.

Estudos subseqüentes mostraram que, apesar desses centros hipotalâmicos serem importantes no controle da fome e da saciedade, eles não explicam todos os padrões comportamentais relacionados à alimentação.

Peptídeos Neuroendócrinos - respostas a mudanças calóricas

Uma outra maneira de entender como os animais mudam seu comportamento é examinando a regulação neuroendócrina do aumento de apetite. Assim, as perguntas para se investigar essa regulação são: 1) Por que os organismos sentem fome quando as reservas calóricas estão baixas? 2) Como o cérebro é informado de que a gordura do organismo está diminuindo após jejum prolongado? 3) Como os sinais de déficit calórico são convertidos em comportamentos de procura de alimento?

Sabemos que a habilidade de monitorar as necessidades calóricas e gerar sinais de fome é crítica para a sobrevivência. O hipotálamo é um centro integrativo do cérebro, recebendo informações hormonais e neurais do organismo e do ambiente. Assim como um termostato mantém a temperatura, o hipotálamo produz respostas fisiológicas e comportamentais para manter um meio interno constante para o funcionamento adequado do organismo. Em particular, o hipotálamo é crítico para responder a mudanças de longo prazo do peso corporal e balanço calórico através do aumento ou diminuição da ingestão de alimento. Os neuropeptídeos hipotalâmicos

estão envolvidos na mediação desses efeitos.

Neuropeptídeos são proteínas pequenas codificadas por genes. Diferente das grandes proteínas estruturais, os neuropetídeos são pequenos o suficiente para servirem como mensageiros químicos entre os neurônios, ou entre os depósitos de gordura do organismo e o cérebro.

O hormônio leptina, recentemente descoberto (Friedman, 2000), é um exemplo de um neuropeptídeo que é secretado pelas células de gordura (adipócitos) na corrente sanguínea e sinaliza para o sistema nervoso central (via hipotálamo) que as reservas calóricas estão altas. Durante jejum prolongado ou restrição crônica de alimento, a gordura é utilizada pelo organismo, as células de gordura cessam a secreção de leptina, caindo, conseqüentemente os níveis de leptina na corrente sanguínea. O hipotálamo detecta essa queda, interpreta o baixo nível de leptina como falta de calorias e gera a sensação de fome. No hipotálamo medial, a leptina ativa os neurônios anoréxicos (liberadores de neuropeptídeos supressores de apetite) e ao mesmo tempo inibe um outro grupo de neurônios, os chamados anorexigênicos (liberadores de neuropeptídeos que estimulam o apetite). O efeito conjunto dessa rede envia sinais para o hipotálamo lateral, que por sua vez suprime o apetite através do controle de diversos comportamentos.

Existem muitos outros neuropeptídeos usados como sinais químicos nos circuitos hipotalâmicos e cada um possivelmente tem um papel diferente no balanço calórico. Comparando-se, por exemplo, os neuropeptídeos Y (NPY) e o peptídeo *'Agouti-gene-related*'' (AGRP), ambos parecem estar envolvidos na sinalização da fome, mas com características temporais diferentes (Ida *et al*., 1999). Em ratos em jejum prolongado, os níveis de ambos neuroptídeos estão aumentados, entretanto o nível de NPY aumenta rapidamente e a injeção de NPY induz comportamento alimentar somente por alguns minutos. AGRP, por outro lado, tem um aumento lento durante o jejum e uma queda também lenta após a realimentação; uma única injeção de AGRP estimula uma super-alimentação em ratos por muitos dias.

Vimos que a regulação do comportamento alimentar em mamíferos é alcançada através de complexa rede neural hipotalâmica, que integra sinais centrais e periféricos de apetite e saciedade. Similarmente, evidências sugerem que a regulação de tomada de alimento em peixes é mediada por um circuito neural hipotalâmico que integra sinais orexigênicos e anoréxigenicos (Lin *et al*., 2000). Existem atualmente evidências de que o neuropetídeo Y (NPY), orexinas, galaninas e beta-endorfinas podem estimular a

tomada de alimentos em peixes. Enquanto que serotonina, bombesina, colicistoquinina parecem estar envolvidos na saciedade. Existem também indicações de que a insulina, o hormônio de crescimento e o cortisol atuem como sinais periféricos que são integrados pelo centro hipotalâmico.

RAÍZES FILOGENÉTICAS: o exemplo do comportamento defensivo

As estruturas supra-segmentares e subcorticais envolvidas na organização dos diferentes comportamentos estão interconectadas e arranjadas hierarquicamente, no sentido de que a supressão de uma delas impede a indução do comportamento a partir da estimulação das demais. O exemplo mais conhecido é o da substância cinzenta periaquedutal, denominada por isso, via final comum do comportamento defensivo. Sua destruição impede a indução de respostas defensivas por estimulação da amígdala ou do hipotálamo, que também fazem parte das estruturas envolvidas na defesa (Bandler e Depaulis, 1991). O contrário não é verdadeiro. Há evidências de que estas estruturas básicas dos comportamentos são filogeneticamente conservadas nos vertebrados. A estimulação elétrica de regiões periaquedutais do mesencéfalo do sapo *Bufo paracnemis* induz respostas ligadas ao repertório defensivo da espécie (Hoffmann *et al*., 1993; Franchi- Vasconcelos & Hoffmann, 1994). Estas respostas são acompanhadas de alterações autonômicas características para cada modalidade (fuga, esquiva, recuo, imobilidade) mostrando que a organização central dos dois componentes é paralela, tal como ocorre nos mamíferos.

Situações conflitantes para o animal, tais como se alimentar ou evitar a predação, envolvem hierarquias comportamentais e frente ao dilema 'comer ou fugir', dependendo do estado motivacional do animal e de variáveis ambientais, um comportamento é suprimido em relação ao outro. Peixes, por exemplo, quando estimulados com substância de alarme e confrontados com o dilema de permanecer alertas ou se alimentar, tendem a escolher a segunda categoria quando são submetidos ao jejum. Animais saciados, por outro lado, exibem a típica resposta de alarme (Giaquinto & Volpato, 2001).

Os sistemas motivacionais competem entre si para acessar a atenção do animal e os mecanismos de respostas. Assim, a hierarquia de prioridades pode ser mudada também pelo sistema nervoso simpático e parassimpático. Sob a 'calma' dominância do sistema parassimpático, a respiração tem prioridade sobre a regulação da temperatura,

que por sua vez precede beber e depois se alimentar e, em última instância, copular. Em situações de emergência, o sistema simpático é ativado e o comportamento agressivo ou fuga vem em primeiro, copular pode preceder a alimentação (dependendo das reservas energéticas do animal), que por sua vez, precede beber.

O Nível de Organização Defensivo

Este terceiro nível de organização dos comportamentos (Fig. 2) envolve estruturas prosencefálicas (Fig.1), filogeneticamente recentes, que desenvolveram uma capacidade crescente de análise dos sinais de entrada, a ponto de adquirir subjetividade (Timo-Iaria, 1977). Esta análise refinada ocorre nos córtices de associação e multimodal de onde a informação é transferida para o córtex de associação pré-frontal, associado com planejamento e seqüenciamento de comportamentos complexos e precisos, adequados para a manipulação do mundo externo (Nieuwenhuys, 1996). Os córtices pré-motor e motor e o tracto córtico-espinhal (piramidal) são as instâncias executoras dos movimentos relacionados à cognição. Estímulos ambientais podem acionar o nível cognitivo, mas isto pode também acontecer por um processo interno. Voluntariamente, podemos efetuar um ato motor ou modular a emissão de reflexos e os comportamentos organizados em níveis sub-corticais. "Como a natureza transforma eventos orgânicos objetivos, codificados por informação neural, em experiências psíquicas subjetivas como sentimentos, pensamentos, impulsos voluntários, possivelmente nunca será entendido", na visão de Hess (Akert, 1999). Apesar dos muitos avanços além de onde os cientistas ousavam crer na época de Hess, ainda pouco se sabe como fenômenos mentais emergem da atividade de redes neuronais. Ou inversamente, como estes fenômenos interferem na função cerebral a ponto de alterar respostas motoras e neurovegetativas. Para os cientistas e filósofos fisicalistas, as capacidades da mente humana são capacidades de seu cérebro. Em outras palavras, a mente é passível de análise empírica e a estratégia para entendê-la é a reducionista isto é, as propriedades das redes neurais explicariam propriedades psicológicas (Churchland, 1998). Segundo Llinás (Llinás & Pare, 1991 e Llinás *et al*. 1998), os processos decorrentes da interconexão tálamo-cortical, por ele estudados durante longos anos, propiciam a base para a consciência e os processos cognitivos. Seus trabalhos mostram que o tálamo não é apenas o portão de entrada para o cérebro, mas que a intensa projeção cortico-talâmica, mais densa que o tálamo-cortical, garante uma

atividade intrínseca responsável por eventos internos como pensamento e imaginação. A interconexão tálamo-cortical faz-se por dois sistemas distintos. Um deles, o sistema específico, abrange os núcleos talâmicos aferentados por projeções de neurônios sensoriais de segunda ordem, e que recebem informação sensorial segregada quanto à modalidade e altamente discriminativa quanto à intensidade do estímulo e a sua localização espacial, que se projetam, por meio de neurônios de terceira ordem, para regiões corticais (onde estas características são preservadas) que retroalimentam o tálamo. O outro, o sistema inespecífico, interconecta os núcleos talâmicos inespecíficos (núcleos intralaminares), que são aferentados por regiões do tronco cerebral onde se originam os sistemas envolvidos no controle dos estados gerais do organismo, com amplas áreas corticais que também neste sistema, retroalimentam as regiões talâmicas de origem. Em comum, os neurônios de projeção do tálamo pertencentes aos dois sistemas fazem sinapses com células piramidais do córtex e são controlados pela atividade de interneurônios inibitórios talâmicos cujos corpos celulares estão situados nos núcleos reticulares do tálamo. As células piramidais dos dois sistemas são também controladas por interneurônios corticais inibitórios. No entender de Llinás, a conjunção da atividade recursiva das alças funcionais específica e inespecífica (coerência temporal) suporta a geração de processos cognitivos. A lesão dos núcleos talâmicos do sistema específico resulta em perda da capacidade sensorial discriminativa. Já a dos núcleos ligados ao sistema inespecífico causa distúrbios profundos da consciência (letargia ou coma). A consciência seria pois um estado funcional interno modulado, mas não gerado pelos sentidos.

PROCESSOS COGNITIVOS E EVOLUÇÃO FILOGENÉTICA

Vimos acima que na visão de Llinás e cols. (1998), os estados funcionais que caracterizam a cognição humana são gerados por coerência temporal da atividade nos sistemas tálamo-cortical específico e não específico. Em tese, o estudo da evolução filogenética destes sistemas nos vertebrados, permitiria apontar em que etapa surgiu a faculdade cognitiva.

O advento das técnicas de tracejamento neuronal permitiu verificar que o telencéfalo dos ectotermos não é dominado por aferências olfatórias secundárias como supunham os pesquisadores, embora elas sejam abundantes, mormente nas áreas sub-paliais. Em peixes actinopterígeos, impulsos relacionados a diferentes modalidades

sensoriais podem alcançar a área dorsalis (*pallium*) do telencéfalo, procedentes de três estações diencefálicas distintas (Nieuwenhuys & Meek, 1990). Destas, a que fornece o maior contingente de aferências para a região palial não é o tálamo dorsal, como ocorre nos mamíferos, mas o complexo pré-glomerular, que é uma parte migrada do tubérculo posterior. Nos amniotas, o tubérculo posterior não tem a mesma importância funcional, o que mostra a capacidade do cérebro dos vertebrados em desenvolver soluções distintas para problemas comuns. Apenas podemos assegurar que o telencéfalo, neste estágio precoce da evolução, é alvo de projeções ascendentes de diversas modalidades sensoriais e que as mesmas determinaram a expansão das regiões paliais. Há mesmo evidências funcionais de segregação espacial na representação de modalidades sensoriais no *pallium* de teleósteos (Prechtl *et al*., 1998/ Corrêa & Hoffmann, 1999). Além disso, a região dorso-central do *pallium*, principal fonte de eferências telencefálicas, aferenta as regiões talâmicas e o complexo pré-glomerular (Nieuwenhuys & Meek, 1990) constituindo assim, alças recorrentes que lembram a situação descrita nos mamíferos mas cujo significado funcional não é sabido.

O COMPORTAMENTO E AS EMOÇÕES: bases neurais

Durante a primeira metade do século XX, neurocientistas estavam imensamente interessados nos mecanismos cerebrais do comportamento emocional. Alguns dos pioneiros em neurociências trabalharam nesta área, incluindo Sherrington, Cannon, Papez e Hebb. Respostas que ocorrem quando nos defendemos de um perigo, durante a interação sexual ou briga com um inimigo, promovem a sobrevivência individual e conseqüentemente da espécie. Respostas emocionais são, portanto, importantes de serem investigadas. O que aconteceu então com os estudos dos mecanismos cerebrais da emoção?

Por um lado, a pesquisa em emoção tornou-se vítima da revolução cognitiva. A emergência da ciência cognitiva mudou o alvo de interesse da relação entre funções psicológicas e mecanismos neurais (percepção e memória, por exemplo). Questões cognitivas também pareciam mais tratáveis do que as questões emocionais, em parte dada a nuvem negra de subjetividade que parece pairar sobre o tópico emoção. Ainda, com o desenvolvimento do conceito de sistema límbico na década de 50 (MacLean, 1949, 1952), o problema de como o cérebro processa a emoção parecia resolvido. Após este hiato, uma integração entre emoção e cognição parece ser a chave para estudos

futuros.

Nas experiências emocionais (medo, ira, prazer) que acompanham os comportamentos podemos distinguir dois componentes: um deles subjetivo (sentimento consciente) e outro objetivo (sensação física). Este último traduz-se por alterações neurovegetativas, endócrinas e somatomotoras, algumas das quais podem ser percebidas na forma de alteração das freqüências cardíaca e respiratória, sudorese, alteração do fluxo sanguíneo cutâneo (palidez ou rubor), alterações gastrointestinais, tensão muscular sobretudo na região facial, etc., percepção esta que pode retroalimentar o processamento central das emoções. O sentimento consciente é mediado por estruturas corticais, sobretudo o córtex cingular e os lobos frontais e as alterações funcionais por estruturas sub-corticais como amígdala, hipotálamo e tronco cerebral.

A consciência é uma parte importante do estudo da emoção e de outros processos mentais. Apesar de estarmos longe de entender o que é a consciência, teóricos propuseram que está relacionada a memória operacional, onde uma série de processos mentais organizados podem ser comparados e mentalmente manipulados (Baddeley, 1992). Nas reações de medo, por exemplo, a amígdala modula memórias formadas em outros sistemas, tais como a memória declarativa, formada nos circuitos hipocampais, ou memórias explícitas, formadas nos circuitos estriados (Packard *et al*., 1994). Acessadas estas informações de memória, a amígdala se projeta para sistemas envolvidos na regulação cortical de estado de alerta e seus respectivos controles nas respostas corporais.

A INTERAÇÃO ENTRE OS TRÊS NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO

Dentro de nosso esquema, um mesmo sinal sensorial é analisado diferentemente nos três níveis, induzindo desde respostas reflexas, respostas comportamentais espécie-específicas e respostas voluntárias. Evidentemente que o grau de mobilização de cada nível é variável. O componente voluntário pode ser suficientemente intenso a ponto de interferir com os componentes inato e reflexo. Ele, como também o inato, pode alterar a expressão das respostas reflexas, mostrando como afinal estas, embora previsíveis, podem ser modificadas. O componente voluntário pode ainda interferir na escolha da melhor estratégia comportamental num determinado contexto, selecionando os programas inatos. A interferência supra-segmentar de respostas inatas ou conscientes faz-se não apenas sobre reflexos motores, como sobre reflexos autonômicos

homeostáticos. Assim por exemplo, numa situação de confronto agonístico, se um estímulo nocivo é aplicado à pele de um dos membros, o reflexo de retirada bem como o baroreflexo podem ser amenizados ou mesmo bloqueados, favorecendo uma resposta de fuga.

Devemos lembrar aqui que a estimulação de receptores centrais pode induzir comportamentos. Em condições de desidratação, osmorreceptores do prosencéfalo basal são estimulados por aumentos na osmolalidade plasmática do que resulta a ativação de sistemas efetores que promovem antidiurese e natriurese. Se estes mecanismos forem insuficientes para alcançar o balanço homeostático, a sensação de sede desperta comportamentos motivados (homeostáticos) de busca e ingestão de líquido. Também aqui, o componente voluntário pode interferir em maior ou menor grau com o comportamento acionado.

O alto grau de desenvolvimento dos processos cognitivos nos humanos possibilitou um maior controle dos circuitos envolvidos em respostas inatas, portanto uma flexibilização voluntária dos comportamentos, escapando assim ao estrito determinismo biológico. Se nos animais o contexto ambiental pode ser importante para a determinação da resposta, nos homens em acréscimo, a cultura, produto do desenvolvimento cognitivo, exerce um papel central. Embora o termo cultura comporte vários sentidos e definições, muitos pensadores a comparam ao cimento do tecido social, àquilo que nos une a nossos semelhantes. A maior ou menor agregação deste tecido pode favorecer comportamentos agressivos ou cooperativos. Visto ser ela produto de capacidades cerebrais adquiridas recentemente na evolução filogenética, vale lembrar a advertência de Nietsche: “A consciência é a última e mais tardia evolução da vida orgânica e, conseqüentemente, o que existe de menos rematado e mais frágil nela”.

REFERÊNCIAS

Akert K. 1999. Walter Rudolf Hess and his contribution to neuroscience. *Journal of the History of the Neurosciences* 8: 248-63.

Baddeley A. 1992. Working memory. *Science* 255: 556–9

Bandler R, Depaulis A. 1991. Midbrain periaqueductal gray control of defensive behavior in the cat and the rat. pp.175-98. *In*: Depaulis A, Bandler R (eds.). *The*

Midbrain Periaqueductal Gray Matter. New York e Londres: Plenum Press.

Bandler R, Carrive P, Depaulis A. 1991. Emerging principles of organization of the midbrain periaqueductal gray matter. pp.1-10. *In*: Depaulis A, Bandler R (eds.). *The Midbrain Periaqueductal Gray Matter*. New York e Londres: Plenum Press.

Bernstein N. 1967. *The Co-ordination and Regulation of Movements*. Londres: Pergamon Press.

Brown G. 1914. The intrinsic factors in the act of progression in the mammal. *Proceedings of the Royal Society of London* 84: 308-19.

Cameron OG. 2002. *Visceral Sensory Neuroscience*. New York: Oxford University Press.

Canguilhem G. 1989. *Études d'Histoire et de Philosophie des Sciences*. Paris: Librairie Philosophique J. Vrin.

Churchland PS. 1998. Can neurobiology teach us anything about consciousness? pp. 127-40. *In*: Block N, Flanagan O, Guzeldere G (eds). *The Nature of Consciousness*. Boston: The MIT Press.

Franchi-Vasconcelos C, Hoffmann A. 1994. Involvement of the cholinergic system and the basal midbrain in the organization of tonic immobility in the toad *Bufo paracnemis*. *Physiology and Behavior* 55: 831-7.

Friedman JM. 2000. Leptin and the neural circuit regulating body weight. *American Journal of Medical Genetics* 96: 453-4.

Hess WR. 1954. *Diencephalon: Autonomic and Extrapyramidal Functions*. New York: Brune & Stratton.

Hoffmann A, Brazil Romero SM, Menescal de Oliveira L. 1993. Agonistic behavior and its cardiovascular components elicited by microinjection of L-glutamic acid into the basal midbrain of the toad *Bufo paracnemis*. *Brain, Behaviour and Evolution* 41: 316-25.

Ida T, Nakahara K, Katayama T, Murakami N, Nakazano M. 1999. Effect of lateral cerobroventricular of the appetite-stimulating neuropeptide, orexin and neuropeptide Y, on the various behavioral activities of rats. *Brain Research* 821:526-9.

Giaquinto PC, Volpato GL. 2001. Hunger suppresses the onset and the freezing component of the antipredator response to conspecific skin extract in pintado catfish. *Behaviour* 138, 1205-14.

Kalra SP, Dube MG, Pu S, Xu B, Horvath TL. 1999. Interacting appetite-regulation

pathways in the hypothalamic regulation of body weight. *Endocrinological Review* 20: 68-100.

Kolb,B, Whishaw W. 2002. *Neurociência do Comportamento*. São Paulo: Manole.

Li, X, Volkoff H, Narnaware Y, Bernier NJ, Peyon P, Peter RE. 2000. Brain regulation of feeding behavior and food intake in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology* 126: 415-34.

Llinás R, Paré D. 1991. Of dreaming and wakefulness. *Neuroscience* 44: 521-35.

Llinás R, Ribary U, Contreras D, Pedroarena C. 1998. The neuronal basis for consciousness. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 353: 1841- 9.

MacLean PD. 1949. Psychosomatic disease and the "visceral brain" recent developments bearing on the Papez theory of emotion. *Psychosomatic Medicine* 11:338-53.

MacLean PD. 1952. Some psychiatric implications of physiological studies on frontotemporal portion of limbic system (visceral brain). *Electroencephalographic and Clinical Neurophysiology* 4:407–18.

Nieuwenhuys R. 1996. The greater limbic system, the emotional motor system and the brain. pp.551-80. *In*: Holstege G Bandler R, Saper CB (eds.) *Progress in Brain Research*, vol. 101. Amsterdam: Elsevier Science.

Nieuwenhuys R, Meek J. 1990. The telencephalon of Actinopterygian fishes. pp.33-72 *In*: Jones EG, Peters A (eds.) *Comparative Structure and Evolution of Cerebral Cortex*, vol.8A. New York: Plenum Publishing Corporation.

Packard MG, Cahill L, McGaugh JL. 1994. Amygdala modulation of hippocampal-dependent and caudate nucleus-dependent memory processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91:8477–81.

Prechtl JC, Von der Emde G, Wolfart J, Karamursel S, Akoev GA, Andrianov YN, Bullock TH. 1998. Sensory processing in the pallium of a mormirid fish. *Journal of Neuroscience* 18: 7381-93.

Saper CB. 2002. The central autonomic nervous system: conscious visceral perception and autonomic pattern generation. *Annual Review of Neuroscience* 25: 433-69.

Sherrington C. 1948. *The Integrative Action of the Nervous System*. New Haven: Yale University Press.

Singer W. 1993. Synchronization of cortical activity and its putative role in information processing and learning. *Annual Review of Physiology* 55: 349-74.

Swanson LW, Lufkin T, Colman DR. 1999. Organization of nervous system. pp. 9-37. *In*: Zigmond MJ, Bloom FE, Landis SC, Roberts JL, Squire LR (eds.). *Fundamental Neuroscience*. San Diego: Academic Press.

Timo-Iaria CA. 1977. A consciência como problema biológico. pp. 23-55 I*n*: Carlos Chagas Filho (ed), *Ciência e Consciência*. Rio de Janeiro: Tempo Brasileiro.

Timo-Iaria C. 1985. *Fisiologia do Sistema Nervoso*. pp. 163-300. *In*: Aires MM (ed.). *Fisiologia Básica*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.

Capítulo 7

RITMOS BIOLÓGICOS

Nelson Marques
marquesnel@natal.digi.com.br

NUDICT – Núcleo de Comunicação em Cultura, Ciência e Tecnologia
Museu Câmara Cascudo, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN, Natal, RN, Brasil

Luís Menna-Barreto
menna@fisio.icb.usp.br

GMDRB – Grupo Multidisciplinar de Desenvolvimento e Ritmos Biológicos
Instituto de Ciências Biomédicas, USP, São Paulo, SP, Brasil

INTRODUÇÃO

Desde há muito tempo sabe-se que os processos biológicos são cíclicos em sua essência, ou seja, consistem de seqüências de eventos que se repetem a intervalos regulares – são recorrentes. O ciclo atividade-repouso (e/ou vigília-sono), observado em animais, plantas e na espécie humana, é um exemplo claro de ciclo recorrente, constituindo um ritmo na sua expressão mais evidente (Marques 1987). *Ritmo biológico* é a expressão utilizada para identificar oscilações regulares nos sistemas biológicos. Essa definição ampla abrange tanto ritmos gerados endogenamente (pelos chamados "sistemas de temporização"[32]), como ritmos provocados diretamente por flutuações regulares do ambiente.

As seqüências ou recorrências podem ser simples ou extremamente complexas e o intervalo entre elas, ou período de um determinado ritmo, pode variar de milésimos de segundos até vários anos. Algumas vezes são aparentes pela simples tabulação dos dados, distribuídos no tempo. Em outras há a necessidade de utilização de métodos derivados da matemática tradicional, principalmente a estatística inferencial, que permite descrição quantitativa destes fenômenos repetitivos.

A organização temporal dos seres vivos se expressa de duas formas: enquanto reação a estímulos ambientais e enquanto ritmicidade. Esta segunda forma é a menos evidente, mas provavelmente a mais importante. A ritmicidade se expressa em todos os níveis de organização biológica: células do córtex adrenal, mantidas em cultura, apresentam atividade metabólica cíclica; órgãos e sistemas variam regularmente, como é o caso da excreção urinária de sódio e potássio nos mamíferos; organismos alteram periodicamente o seu comportamento; mesmo o comportamento de populações pode ser melhor compreendido com a aceitação da existência de ciclos, como se verifica, por exemplo, na migração de insetos, aves e mamíferos.

Os ritmos biológicos dos organismos têm períodos distribuídos em uma grande gama de intervalos. Esses intervalos podem ser de alguns ciclos por segundo (como nas descargas elétricas do sistema nervoso ou o batimento do flagelo dos espermatozóides) até ciclos com períodos mais longos de meses e, até mesmo, anos, como o ciclo reprodutivo da cigarra americana (de 13 ou 17 anos) ou do bambu chinês, com ciclo de aproximadamente 100 anos. Alguns têm períodos próximos ao de certos ciclos

[32] A expressão "sistemas de temporização" vem sendo usada como alternativa mais adequada para "relógios biológicos" por refletir mais adequadamente o estado atual do conhecimento que aponta para mecanismos envolvendo múltiplos osciladores ao invés de um único "relógio".

geofísicos. Por exemplo, os relacionados com a rotação da Terra em torno de seu eixo, ou seja, o ciclo dia-noite, de claro-escuro, ou com período de 24 horas. Ou então o da revolução da Terra em torno do Sol, criando os chamados ciclos sazonais, ou das estações do ano, com período em torno de 365 dias. Ambos são importantes para a adaptação dos organismos ao seu ambiente e envolvem, necessariamente, algum tipo de detecção fotossensível.

Os ciclos mais intensamente estudados têm sido aqueles que apresentam períodos em torno de 24 horas, os chamados ritmos circadianos (Halberg 1983, 1987). O termo circadiano refere-se a um período médio de precisamente 24h ou de qualquer outra duração entre 20 e 28 horas. É possível demonstrar ritmos circadianos em praticamente qualquer função biológica dos organismos vivos, do nível molecular ao comportamental. Ao lado desses, é possível demonstrar também outros ciclos biológicos com períodos menores do que o circadiano, os chamados ritmos ultradianos. Apresentam sempre períodos menores do que 20h, em geral sem correspondência com qualquer periodicidade externa conhecida. Registros de níveis hormonais, componentes do sangue e do sistema imunológico, registros diversos de atividade neuronal, entre outros, mostram esta classe de ritmos distribuídos pelas funções bioquímicas, fisiológicas e comportamentais. Além dessas duas categorias de ritmos – os circadianos e os ultradianos – há uma outra que apresenta períodos maiores do que 28 horas, os chamados ritmos infradianos. Dentre esses, há certas freqüências que têm maior proeminência do que outras, como, por exemplo, o ritmo circaseptano (período de 7 dias), circamensal (período de 30 dias) e o circanual (período de 365 dias). De forma interessante, alguns ritmos que são aqui classificados apresentam períodos correlacionados com eventos geofísicos externos, enquanto que outros, não (Marques 1987).

A Cronobiologia é a disciplina que se ocupa do estudo da estrutura temporal dos seres vivos, incluindo aí os mecanismos e as propriedades das alterações fisiológicas e comportamentais recorrentes, os chamados ritmos biológicos (Halberg 1969, Marques & Menna-Barreto 2003). A cronobiologia é essencialmente nova enquanto disciplina científica formalizada, o que, de certa maneira, contrasta com a antigüidade das primeiras descrições, fundamentalmente fenomenológicas, dos ritmos biológicos (Rotenberg *et al.* 2003).

Os ritmos biológicos ocorrem em todas as formas de vida, em diferentes níveis de organização e nos mais diversificados sistemas fisiológicos. São observados no nível

molecular e celular (em organelas e células), no nível morfológico e fisiológico (em órgãos e sistemas), e no nível comportamental (em níveis superiores de integração de órgãos e sistemas, em indivíduos e sociedades, em seus diferentes graus de organização). São descritos e estudados nos processos bioquímicos e fisiológicos fundamentais, por exemplo: níveis de ácidos nucléicos, proteínas, enzimas e hormônios; em características morfológicas e estruturais (como o padrão de interação entre organelas sub-celulares e mesmo entre diferentes células); e em certos padrões comportamentais, como o comer, o beber, a interação social, a reprodução, entre muitos outros.

A ocorrência rítmica de eventos, apesar das demonstrações exaustivas promovidas pelos estudos cronobiológicos ao longo das últimas décadas, ainda tem sido negligenciada e até mesmo menosprezada algumas vezes. A organização temporal, no entanto, ao lado da organização espacial, está na base da própria origem, organização e evolução dos seres vivos. Exige, portanto, de forma conseqüente, que o planejamento experimental, a coleta de dados e a sua análise sejam adequados à organização dinâmica dos seres vivos, na qual a variabilidade, que é natural aos sistemas vivos, seja privilegiada, em detrimento da constância, pois somente a primeira refletirá o dinamismo da organização e das propriedades do material biológico. É também importante destacar que muitos ritmos biológicos são adaptativos para a espécie e ajustáveis para os indivíduos. Servem nitidamente para ajustar o organismo a alterações previsíveis de seu ambiente, como pode ser exemplificado por fenômenos rítmicos como hibernação, diapausa, migração, exploração, alimentação etc. É claro que os organismos, com os vários tipos de ajustes possíveis graças à existência dos ritmos biológicos, conseguem se preparar, ou já estão antecipadamente preparados, para os desafios oriundos das alterações cíclicas de seu ambiente.

PRINCÍPIOS GERAIS DA ORGANIZAÇÃO TEMPORAL BIOLÓGICA

Em cada um dos elementos discutidos acima – população, indivíduo, órgão, tecido ou célula – há algumas características básicas. Além disso, os ritmos biológicos fornecem evidências da existência de osciladores biológicos endógenos.

Existem alguns parâmetros que são usados de maneira corrente para descrever fenômenos oscilatórios físicos ou biológicos. A freqüência – o número de oscilações

por unidade de tempo, é o inverso do período. O período é a medida do intervalo médio entre repetições consecutivas. Vimos também que há faixas de períodos mais importantes, ou dominantes, em relação a outras. É importante destacar que a classificação apresentada - ritmos ultradianos (mais rápidos), circadianos e infradianos (mais lentos) - se refere à freqüência e não ao período, o que historicamente é uma herança do estudo de fenômenos oscilatórios que veio diretamente da Física. A amplitude é a extensão de uma oscilação, enquanto que a fase é uma determinada fração de um ciclo ou um determinado ponto do ritmo. Particularmente nesse caso, a fase do ritmo em que a amplitude da oscilação é máxima é chamada de acrofase, enquanto que a fase do ritmo onde a oscilação é mínima é chamada de batifase. É importante chamar a atenção para o fato de que a acrofase ou a batifase (ou qualquer uma das infinitas fases) são medidas de localização temporal que podem ser expressas em unidades de tempo ou graus radianos (se imaginarmos a oscilação como um círculo fechado em si mesmo).

O último parâmetro descritivo de um fenômeno oscilatório ou de um ritmo biológico é a média que, em geral, é um valor médio ajustado estatisticamente. No caso de um método específico de ajuste de curvas cossenos aos valores experimentais, ele é chamado de COSINOR (Benedito-Silva 2003), sendo que nesse caso o termo utilizado é MESOR, que é um acrônimo derivado de *Midline Estimating Statistic Of Rhythm*.

Caráter Endógeno

Em 1729, o astrônomo francês Jean Jacques De Mairan, utilizando uma espécie de *Mimosa*, uma planta sensitiva heliotrópica, descreve à Academia de Ciências da França, em Paris, os resultados de experimentos em que movimentos periódicos das folhas dessa planta ocorriam mesmo quando mantidas isoladas de ciclos ambientais de claro-escuro (Rotenberg *et al.* 2003). Mesmo nessas condições, as plantas continuaram a movimentar suas folhas de forma regular e periódica. Essa observação foi seguida por outra comunicação à mesma Academia, alguns anos depois, em 1759, desta vez realizada por Du Fay, onde o pesquisador afirmava explicitamente que a planta "... sensitiva sente o sol, mesmo sem vê-lo...". (Rotenberg *et al.* 2003).

O relato de De Mairan representa a primeira observação formal da persistência de ritmos diários em condições que hoje chamamos de livre-curso, ou seja, na ausência de flutuações dos fatores do ambiente. Aquela descrição feita à Academia de Ciências

da França é considerada hoje como o marco inicial dos trabalhos experimentais envolvendo ritmos biológicos. É também uma das primeiras sugestões do possível caráter endógeno da ritmicidade biológica, pois a planta, mesmo mantida em condição de escuro constante, ainda assim apresentava alternância cíclica dos movimentos foliares. A afirmação de Du Fay, 30 anos depois, complementada por outros pesquisadores na mesma época, confirmava e fortalecia a idéia da expressão endógena da ritmicidade biológica em condições de constância ambiental, condição esta chamada de ritmo em livre-curso (Rotenberg *et al.* 2003). A persistência da ritmicidade em livre-curso é uma das evidências mais fortes da natureza endógena dos osciladores biológicos, os sistemas de temporização.

A possível natureza hereditária de mecanismos medidores e/ou geradores de tempo, que estariam na base desses movimentos periódicos, foram postulados por diversos outros pesquisadores nas décadas finais do século XIX, entre os anos 1875 e 1894. Outros relatos, agora já mais próximos a nós, todos em torno da década de 30 do século XX, apresentavam dados adicionais sugerindo o caráter endógeno e genético da ritmicidade biológica. Esse caráter, no entanto, somente foi demonstrado de forma insofismável com os experimentos de genética clássica realizados por um botânico alemão, Erwin Bünning, em 1935. O cruzamento entre plantas de feijão que apresentavam períodos diferentes para os movimentos foliares gerou descendentes com períodos intermediários, que eram a combinação dos períodos parentais. Ou seja, essa característica era geneticamente determinada.

A dissecção genética dos mecanismos de temporização, principalmente em relação à freqüência circadiana, foi retomada a partir dos anos 70 do século XX, inicialmente pelas técnicas de análise de freqüência de mutação gênica em algas, fungos, insetos e mamíferos. A demonstração cada vez mais generalizada da existência de ritmicidade endógena, até mesmo em organismos unicelulares menos organizados, como as algas azuis (cianofíceas), expandiu de tal forma esse conhecimento que hoje em dia podemos dizer que a ritmicidade biológica, endogenamente gerada e geneticamente determinada, é uma característica presente em todas as formas de organismos vivos e que deve ter surgido muito precocemente na escala filogenética (Lopes *et al.* 2003, Marques 2003b; Marques *et al.* 2003, Menna-Barreto 2003, Rotenberg *et al.* 2003, Val 2003).

O Papel do Ambiente: mecanismos, arrastamento e seus limites

O final dos anos 20 do século passado também foi rico em outros experimentos que trouxeram contribuições importantes para a compreensão da regulação da expressão dos ritmos endógenos pela alternância claro e escuro. Experimentos realizados pela botânica Antonia Kleinhoonte mostraram que pulsos de luz durante a fase de escuro podiam ter efeitos diferentes sobre o ritmo de movimentação foliar em função do momento em que esses pulsos eram apresentados. Ou seja, ocorria um aumento ou uma diminuição do período do ritmo, como se o dia tivesse chegado mais cedo ou mais tarde, dependendo dessas condições iniciais do horário do pulso de luz (Rotenberg *et al.* 2003).

O mesmo tipo de trabalho foi retomado na década de 50, desta vez em experimentos realizados com animais (Webb *et al.* 1953, Pittendrigh 1954, Rawson 1956 citado em Schwassmann 1971). Esses experimentos permitiram que Rawson, como discutido por Schwassmann (1971), propusesse uma hipótese explicativa segundo a qual a diferença de responsividade à luz, que dependia do momento em que ela atuava, seria a base para o que chamamos hoje de arrastamento dos ritmos circadianos pelo ciclo claro/escuro, outra propriedade fundamental dos ritmos biológicos (Marques *et al.* 2003). O estudo do papel de pulsos de luz incidindo nas diferentes fases de um ritmo biológico permitiu a construção de *curvas de respostas dependentes de fase* (CRF ou PRC do inglês *Phase Response Curve*) para os ritmos de eclosão do pupário, em uma espécie de drosófila (Pittendrigh & Bruce 1957), e para o ritmo de atividade/repouso do esquilo-voador (De Coursey 1960).

O ajuste temporal envolve diversas etapas, todas mediadas pelo(s) sistema(s) de temporização. A origem endógena dos ritmos biológicos proporciona às espécies uma capacidade antecipatória, importante para a organização dos recursos e das atividades, antes que elas sejam necessárias (Pittendrigh 1960). Através desses processos, as transições entre estados fisiológicos e comportamentais, como do repouso à atividade ou do sono à vigília, ou do jejum à alimentação, são preparadas progressivamente, antes mesmo que o indivíduo acorde ou se alimente. A preparação para a vigília em humanos e outros animais, por exemplo, implica na liberação de hormônios, como o cortisol ou a corticosterona, e na elevação da temperatura corporal na etapa final do repouso ou do sono (Czeisler *et al.* 1980).

Além desse caráter antecipatório, o ajuste temporal consiste também na harmonização das fases dos ritmos da espécie em questão com aquelas dos ciclos ambientais. Isso implica que os estados dos ritmos fisiológicos e comportamentais

estejam associados às fases mais propícias do ciclo ambiental para a sobrevivência da espécie. Esse ajuste de fases é alcançado por meio da sincronização, onde o ritmo em livre-curso, gerado endogenamente pelo oscilador interno, tem a sua fase e a sua freqüência ajustadas pelos fatores cíclicos do ambiente (Pittendrigh 1981). Quando a sincronização é obtida pela atuação de um oscilador (ciclo ambiental, mais comumente) sobre outro (sistema de temporização orgânico), o processo é denominado *arrastamento*; já quando a sincronização resulta da ação direta de um oscilador (ambiental ou não) sobre um sistema biológico, o processo é denominado *mascaramento*. A importância de um ciclo sincronizador depende das características da espécie, sendo que os ritmos de uma mesma espécie podem ser sincronizados por sincronizadores diferentes, organizados, na maioria das vezes, segundo uma hierarquia. A própria sensibilidade diferencial, em cada momento do ritmo biológico, permite a construção de curvas de resposta de fase, demonstrando, mais uma vez, a importância adaptativa da ritmicidade biológica (Daan & Pittendrigh 1976, Winfree 1980).

As curvas de resposta de fase, em seus termos atuais (Johnson, 1990), resgataram o conceito de fotoperiodismo formulado nos anos 20 do século passado nos trabalhos realizados com plantas, por Allard (1920), e com animais, por Marcovitch (1924) e Rowan (1926), como comentado por Bünning (1960). Esses resultados e os conceitos deles derivados mostram que fatores ambientais, tais como luz ou temperatura, têm efeitos importantes sobre a expressão dos ritmos endógenos. Esses efeitos promovem ajustes (os chamados “arrastamentos”) por meio de mecanismos biológicos específicos e dentro de limites bem definidos para cada espécie. É importante considerar também a possibilidade de atuação concomitante de processos de arrastamento (mediados por sistemas de temporização) e processos de mascaramento (efeitos diretos de estímulos ambientais).

Sabe-se hoje que há um determinado intervalo dentro do qual o período da oscilação endógena pode ser ajustado (sincronizado) pelos ciclos ambientais exteriores. As oscilações externas, que são sincronizadoras dos ciclos endógenos, foram chamadas de *zeitgeber*, por Aschoff (1951, 1954), *sincronizadores*, por Halberg (1960, 1967) e *agentes arrastadores*, por Pittendrigh (1960), três dos principais pesquisadores na área da cronobiologia. Se o período dos agentes externos estiver fora dos limites de sensibilidade do organismo, o ritmo endógeno não será acoplado à periodicidade dos ciclos externos e o organismo entrará na condição de livre-curso, apresentando, então,

um período endógeno que é diferente daquele observado em condições naturais de sincronização ambiental (Marques *et al.* 2003).

O Conceito de Sistema de Temporização: propriedades e compensação à temperatura

A formalização do conceito de sistema de temporização foi uma somatória de informações ao longo do tempo:

A mudança do ritmo de pigmentação em crustáceos, observada por Welsh (1930), e de ritmos de atividade em diversos outros organismos (Bremer 1926, Kalmus 1934, Park & Keller 1932, Brown & Webb 1948) mostraram que deveria haver mecanismos temporizadores e interações destes com os sincronizadores ambientais. Ao longo dos anos, a manipulação das condições ambientais em laboratório tem permitido caracterizar algumas propriedades dos sistemas de temporização.

O conceito atual de relógio ou de sistema de temporização, que é um sistema de temporização auto-sustentado, continuamente oscilante, fundamenta-se na demonstração de estruturas anatomicamente definidas (Andrade *et al.* 2003, Golombek & Aguillar-Roblero 2003, Marques 2003a, Marques *et al.* 2003).

Uma das mais importantes propriedades, mencionada anteriormente, é a sensibilidade dos sistemas de temporização às mudanças e/ou alterações de fatores ambientais que tenham papel de arrastadores. Essa característica pode ser aferida pela curva de resposta dependente de fase - CRF (Johnson 1990).

Outra propriedade importante é a relativa independência dos ritmos biológicos, sempre dentro de certos limites, frente a oscilações de temperatura (Bünning 1958). Inicialmente se pensava que, em sendo os ritmos biológicos baseados em processos que incluem reações químicas, eles fossem sensíveis às variações de temperatura, tanto quanto aqueles. No entanto, ritmos endógenos mostram apenas mudanças sutis quando submetidos a variações de temperatura, desde que as mudanças estejam dentro da faixa de permissividade da espécie em questão. As evidências experimentais relacionadas a este item, compensação do período à temperatura, foram resumidas por Sweeney e Hastings (1960) e Wilkins (1965), ainda na década de 60 do século passado. A informação mais aceita hoje, no entanto, é a de que o período endógeno é fracamente dependente da temperatura (Marques *et al.* 2003). Outra característica interessante é a de que os ritmos ultradianos também mostram compensação à temperatura, como o

ritmo de canção de corte estudado em diversas espécies de *Drosophila* (Kyriacou & Hall 1980), ou os ritmos de respiração e do conteúdo protéico em *Acanthamoeba castellanii* (Lloyd *et al.* 1982a), ou no ritmo de atividade da enzima tirosina transaminase da alga *Tetrahymena thermophila* (Michel & Hardeland 1985). O mecanismo que permite a compensação à temperatura ainda não é totalmente compreendido (Hastings *et al*, 1991). No entanto, a sua importância é evidente, pois graças a esta característica é que os organismos podem se manter sincronizados com o seu ambiente, independente da variação circadiana e circanual da temperatura.

Outra característica dos sistemas de temporização é a associação das alterações do período em livre-curso com alterações da intensidade luminosa do ambiente. Isso foi observado em 1939, por Johnson, nos seus estudos com ratos. Esses animais, mantidos sob iluminação constante, aumentavam o período em livre-curso toda vez que se aumentava a intensidade luminosa. Hoje, após os trabalhos extensivos de Jürgen Aschoff (1952, 1958, 1959), sabemos que a duração do período, em condições constantes, aumenta com a elevação dos níveis de iluminação em animais ativos durante a noite, ou seja, naqueles com hábitos noturnos, e diminui naqueles com hábitos diurnos, que são ativos durante o dia. O próprio Aschoff, em 1990, rediscute esses dados, chamando a atenção para algumas exceções importantes a esta regra, como o ritmo de locomoção em baratas descrito por Hoffmann em 1965.

Um aspecto importante dos sistemas de temporização circadianos é sua relação com fenômenos fotoperiódicos (Araújo & Marques 2003; Golombek & Aguilar-Roblero 2003; Marques *et al.* 2003). Desde os anos 20 do século passado, após os trabalhos pioneiros de Rowan (1926 citado em Bünning 1960), com animais, e os de Marcovitch (1924 citado em Bünning 1960), com plantas, sabe-se que há controle fotoperiódico sobre ciclos anuais. A relação entre ritmos circadianos e circanuais foi explicitada pelos trabalhos de Erwin Bünning, ainda em 1936, como discutido em Bünning (1960). Esse autor postulou que haveria uma base fisiológica da indução fotoperiódica no próprio ritmo diário de origem endógena. Controles fotoperiódicos de ciclos anuais têm sido demonstrados, à exaustão, em processos de floração, reprodução, diapausa e ciclos migratórios de plantas e animais (Farner 1985, Gwinner 1986, Golombek & Aguilar Roblero 2003, Markus *et al.* 2003). O mecanismo de arrastamento fundamenta-se na possibilidade de deslocamentos de fase do ritmo biológico causado pelo ciclo ambiental, principalmente a alternância do claro e do escuro, ou seja, do dia e da noite. Mesmo um único pulso de luz (em condições

experimentais) é capaz de provocar um deslocamento de fase. Para determinados animais, o efeito também é obtido com "pulsos" de temperatura. Dependendo da fase do ritmo na qual é aplicado um pulso de luz (ou temperatura), irá provocar atrasos, adiantamentos ou mesmo não ter efeito sobre o ritmo endógeno.

É importante destacar também que, mais recentemente, sabe-se que diversos outros ciclos físicos, como os de pressão atmosférica, campos eletrostáticos e eletromagnéticos, podem atuar como *zeitgebers*, mesmo que ainda não se tenha idéia dos possíveis mecanismos envolvidos. Hastings *et al*. (1991), por exemplo, mostraram que alguns roedores são sensíveis a esses ciclos.

O ciclo diário de temperatura é um *zeitgeber* importante para plantas, como determinado por Sweeney e Hastings (1960). São importantes também para insetos (Saunders 1982) e vertebrados exotérmicos (ou ectotérmicos) (Graham & Hutchison 1979). Pulsos de temperatura são capazes de arrastar um ritmo em livre-curso, ou então provocar o deslocamento de fase de um ritmo já arrastado. É possível construir curvas de resposta de fase, usando-se pulsos de temperaturas altas e baixas. Como no caso dos fenômenos fotoperiódicos, o tamanho do deslocamento e o adiantamento ou atraso de fase vai depender da fase em que ocorre a administração do pulso de temperatura (Roberts 1965; Zimmermann *et al*. 1968, Chandrashekaran 1974). Em artigo recente, Herzog e Huckfeldt (2003) mostram que ciclos de temperatura ambiental da ordem de $1{,}5^{o}$ C são capazes de arrastar ritmos em culturas de neurônios identificados como parte do sistema de temporização circadiana (núcleos supraquiasmáticos). Essas culturas são também capazes de manter ciclos regulares quando mantidas sob temperaturas constantes que variavam entre 24 a 37^{o} C. Esses autores sugerem que o ciclo de temperatura central (leia-se temperatura do sangue arterial que atinge o Sistema Nervoso Central) é capaz de agir sobre os neurônios dos núcleos supraquiasmáticos, constituindo-se, assim, em uma alça de retro-alimentação, ajudando a regular o sistema temporizador. No organismo íntegro, as oscilações da temperatura ambiente são compensadas, mas as oscilações da temperatura central dos próprios organismos podem funcionar como sinais temporais.

Evidentemente, a importância relativa de cada um dos ciclos depende da espécie em consideração. Por exemplo, no caso da mosca-da-fruta, *Dacus tryoni*, durante o estágio pupal apenas o ciclo de temperatura é importante (Bateman 1955). Por outro lado, a interação entre o ciclo claro-escuro e o ciclo de temperatura é que determina o ritmo de atividade em *Leucophaea maderae*, na qual ambos os ciclos arrastam

eficientemente o ritmo de atividade dessa espécie (Roberts 1965). Como esses animais são mais ativos na fase escura e na fase mais quente do ciclo de temperatura, explica-se facilmente porque as baratas são mais vistas em atividade nas noites quentes, se comparadas com as noites frias. Para os endotérmicos, a temperatura ambiente é, em geral, um *zeitgeber* fraco (Sulzman *et al.* 1977, Aschoff & Tokura 1986, Francis & Coleman 1988). Em hamsters, no entanto, a fase do ritmo de atividade, que é arrastada pelo ciclo claro-escuro, é alterada também por ciclos de temperatura (Tokura & Oichi 1985).

O conhecimento sobre o papel temporizador da oferta de alimento é bastante antigo. Saunders, na segunda edição de seu livro, em 1982, cita os trabalhos pioneiros de von Buttel-Reepen, em 1900, e o de Forel, em 1910, que mostraram a existência de um "sentido ou memória temporal" nas abelhas. É essa propriedade que permite às abelhas procurarem alimento diariamente em horários determinados e adequados. Em condições de laboratório e sob condições de claro constante, Frisch e Aschoff (1987) mostraram que o padrão de atividade da colônia de abelhas pode ser sincronizado de acordo com as características básicas dos ritmos circadianos. A influência da disponibilidade de alimentos é percebida também em outros animais, como os roedores e mamíferos (Hastings *et al.* 1991). Ratos, por exemplo, são muito sensíveis à manipulação dos ciclos de oferta de alimentos, sendo capazes de antecipar a fase e a intensidade da atividade locomotora, além da alteração da temperatura corporal, entre outras alterações fisiológicas (Boulos & Terman 1980). Atualmente, podemos dizer que os ciclos de alimentação têm alguma influência sobre o oscilador circadiano, agindo, na maior parte das vezes, como um *zeitgeber* fraco (Boulos *et al.* 1980, Mistleberger 1994).

Também os fatores sociais são capazes de afetar os ritmos biológicos, quando em livre-curso, tanto nas condições de claro quanto de escuro constantes. Há evidências mostrando que a interação social, em várias espécies, é capaz de arrastar os ritmos de atividade (Regal & Connolly 1980). Por exemplo, em ratos (Halberg *et al.* 1954), camundongos (Crowley & Bovet 1980), cobaias (Büttner 1992), morcegos (Marimuthu *et al.* 1978), aves (Menaker & Eskin 1966), peixes (Kavaliers 1980) e os humanos (Vernikos-Daniellis & Winget 1979, Wever 1979).

A sincronização de períodos e a manutenção de fases estáveis entre si são observadas na relação existente entre as mães e seus filhotes, em diversas espécies de mamíferos. Durante a fase de gestação, o feto em desenvolvimento recebe as

informações temporais diretamente da mãe, através da circulação placentária (Reppert & Schwartz 1986). Com o nascimento, os filhotes passam a ser sincronizados pelo ciclo de presença e ausência da mãe (Andrade *et al.* 2003) que, nessa fase, é um sincronizador muito mais potente do que o ciclo de claro e escuro ambiental (Viswanathan & Chandrashekaran 1985).

Os processos de sincronização não-fótica, evidentes nesses casos, também são importantes na fase adulta dos animais. Isso foi evidenciado de forma irrefutável pelos trabalhos de N. Mrosovsky, iniciados em 1988 (Mrosovsky 1988). Esse e os trabalhos seguintes (Mrosovsky *et al.* 1989, Mrosovsky & Salmon 1990) mostraram que, em ratos de laboratório, uma "simples" mudança de gaiola tem efeito importante sobre o sistema circadiano desses animais. Sabemos hoje que a apresentação de novos estímulos (estar em outra gaiola), ou a própria manipulação dos animais (na mudança de gaiola), são os fatores geradores desses efeitos. Os ritmos em livre-curso podem ser sincronizados a períodos definidos e precisos pela apresentação diária de "pulsos" de interação social, apresentação de uma roda de atividade, ou mesmo o bloqueio da atividade por meios mecânicos (Mrosovsky 1995).

As conseqüências desses fenômenos de sincronização e de deslocamentos de fase por variáveis não-fóticas são variadas e importantes para uma inserção adequada do animal em seu ambiente. Aparentemente, o sistema de temporização é sensível e/ou suscetível a processos de retroalimentação através do ciclo de atividade do animal, ou seja, a própria atividade locomotora estaria também modulando o ciclo de atividade/repouso dos animais. Os trabalhos de Mrosovsky levam para essa linha de pensamento. Face a esses dados, foi possível retomar uma questão controversa, formulada na década de 70 do século passado por Aschoff e Wever (1976), na qual os dois autores afirmavam que na espécie humana a interação social teria papel importante para a sincronização dos indivíduos. Desde aquela época, não se conseguia avançar muito em relação aos possíveis mecanismos envolvidos nesses processos. Hoje em dia, em razão dos resultados obtidos com experimentos com o uso de drogas, por exemplo, benzodiazepínicos (Turek & van Reeth 1988, Hastings *et al.* 1991), que sabidamente interferem com a atividade locomotora, se retomou a questão da interação entre drogas e atividade e os seus papéis diferenciais para os processos de sincronização e arrastamento (Ralph & Mrosovsky 1992).

As Diferentes Freqüências: o ambiente interior e o ambiente exterior

Desde o século XIX tem havido uma descrição generalizada da existência de ritmos biológicos nos mais diversos organismos, tanto em plantas quanto em animais. Essa demonstração foi extremamente importante em termos históricos para comprovar a existência real dos ritmos biológicos, incluindo o seu caráter endógeno. Hoje em dia, tem se sobreposto a esses dados demonstrativos a visão dos ritmos biológicos como uma expressão conjunta e coordenada de fatores endógenos e exógenos, resgatando, de certa forma, a importância do papel do ambiente na expressão da ritmicidade biológica.

Há uma tendência crescente na literatura mais atual em se considerar como igualmente importante a influência direta de fatores externos sobre o sistema de temporização, assim como sobre a própria expressão dos ritmos como resultado dessas influências (Waterhouse & Minors 1988, Minors & Waterhouse 1989, Marques *et al.* 2003). Nessa visão mais moderna, os ritmos biológicos refletem a contribuição, em maior ou menor grau, de componentes endógenos, de alterações naturais sobre os sistemas de temporização, da expressão direta sobre a expressão dos ritmos (mascaramento) e da própria interação entre os diferentes ritmos dentro do organismo (Minors & Waterhouse 1987, Marques *et al.* 2003).

Essa visão integrada de fatores internos e externos corresponde à observação de que as diversas funções em um determinado organismo não só se sincronizam ao ambiente externo, mas também se relacionam temporalmente umas às outras. Haveria, então, uma relação de fases estável entre diferentes ritmos, caracterizando o que se chama de "ordem temporal interna" (Marques *et al.* 2003, Rotenberg *et al.* 2003), requerendo para a sua consecução o acoplamento de ritmos endógenos. Tal organização, representativa de uma condição de saúde no seu sentido mais amplo, pode ser rompida em determinadas condições ambientais. Nesses casos há prejuízos irreversíveis que levam a alterações de crescimento e longevidade de diferentes espécies, como demonstrado pelos trabalhos de Pittendrigh e Minis (1972), Saunders (1976, 1982) Andrade *et al.* (2003) e Moreno *et al.* (2003), onde havia alteração freqüente dos sincronizadores externos.

A compreensão da ritmicidade biológica não passa, portanto, apenas pela avaliação de ritmos isoladamente, mas envolve a interação de freqüências, algumas com correlatos geofísicos e outras não (Halberg *et al.* 1979, Araújo & Marques 1997, 2003). É sabido que a endogenicidade dos ritmos biológicos proporciona à espécie uma capacidade antecipatória em relação a eventos que ainda irão ocorrer. Essa característica permite ao organismo a organização prévia de recursos e de atividades,

antes mesmo que sejam necessários (Pittendrigh 1960). Isso significa que a expressão de um determinado ritmo biológico pode ser fundamental para antecipar uma mudança no ambiente, antecipando uma fase mais propícia do ciclo ambiental para a sobrevivência da espécie. Por outro lado, a expressão de um ritmo biológico pode ser fundamental para garantir uma determinada função, ou antecipar uma mudança no próprio meio interno, como, por exemplo, a secreção de um determinado hormônio. Os ritmos com correlatos com ciclos geofísicos estariam relacionados funcionalmente com a adaptação a alterações recorrentes, portanto previsíveis, no ambiente em que o organismo vive. Por outro lado, os ritmos sem correlatos com ciclos geofísicos estariam relacionados com antecipação de mudanças no próprio meio interno dos organismos (Araújo & Marques 2003).

Dentre os ritmos com correlato com ciclos geofísicos, o principal deles é o de freqüência circadiana. O correlato geofísico sincronizador é a alternância recorrente do dia e da noite, constituindo um ciclo claro e escuro, alternância essa que serve como um "desafio" ambiental recorrente. Animais de hábitos noturnos, como os roedores de maneira geral, ratos e camundongos de maneira específica, têm um ritmo circadiano de atividade e repouso, no qual a atividade concentra-se mais durante a fase de escuro, enquanto o repouso fica alocado mais à fase de claro do ciclo claro-escuro (ciclo dia-noite).

Esse ritmo é gerado endogenamente, como já sabemos. Isso pode ser demonstrado de maneira relativamente fácil, transferindo animais de laboratório para condições de ausência de pistas temporais ambientais. Nessa condição observa-se a persistência da ritmicidade circadiana cuja expressão é chamada de livre-curso, na qual o ritmo continua a se manifestar, mesmo que apresentando algumas alterações no seu período. A expressão da ritmicidade em condições de livre-curso, implica na existência de um oscilador endógeno que continua gerando o ritmo circadiano de atividade/repouso, independente das informações temporais provenientes do ambiente.

Quando na presença de informações temporais fornecidas pelo ambiente, o ritmo de atividade/repouso é ajustado de acordo com o padrão temporal do ambiente. Ou seja, além do período, agora imposto pelo *zeitgeber* ou sincronizador externo, para o qual o animal ajusta o seu ritmo para o mesmo período do ciclo claro-escuro, há também uma relação de fase precisa, na qual a atividade é realizada no escuro (noite) e o repouso no claro (dia). Esse é o chamado mecanismo de arrastamento ou sincronização como já discutido (vide também Marques 2003).

Hoje em dia há evidências experimentais mostrando que o sistema de temporização circadiana é um conjunto complexo de osciladores, havendo ritmos gerados por um dos principais osciladores circadianos – os núcleos supraquiasmáticos (NSQ) do hipotálamo – e outros gerados de forma independente do NSQ. É possível dissociar, por exemplo, ritmos circadianos da temperatura central e do ciclo atividade/repouso (Diez-Noguera & Diambra 2003). É possível caracterizar também em alguns animais (por ex., ratos) um sistema gerador de ritmicidade circadiana sensível a ciclos de alimentação e/ou sensíveis a determinadas drogas, como a metanfetamina (Stephan *et al.* 1979, Kosobud *et al.* 1998). Essa complexidade organizativa pode ser aumentada mais ainda se lembrarmos que já foi demonstrado que mesmo tecidos periféricos possuem a capacidade de gerar ritmos circadianos. Por exemplo, a retina de hamster mantida em cultura *in vitro* secreta melatonina com um padrão circadiano, como descrito por Tosini e Menaker (1996) e, mais recentemente, por Balsalobre *et al*. (2000), com outros tecidos.

Frente a todas essas informações, o sistema de temporização circadiana é visto, atualmente, como um sistema multioscilatório, envolvendo diversos elementos, incluindo os próprios NSQ, também eles considerados como uma estrutura multioscilatória. Os mecanismos neurais envolvidos no processo de geração e sincronização dos ritmos circadianos são bem conhecidos, pelo menos para o principal gerador que são os NSQ. No caso dos outros osciladores, praticamente nada se sabe, nem sobre o processo de geração e nem sobre os processos de sincronização, embora mais recentemente tenha sido sugerida a presença de "relógios" no fígado (Stokkan *et al.* 2001).

Em face de todas essas informações, é razoável supor que a compreensão da ritmicidade biológica como um todo deva contar não só com a contribuição dos ritmos circadianos, mas também com a participação de ritmos com outras freqüências, com e sem correlatos geofísicos, como já vimos anteriormente. A apreensão dessa idéia permitirá entender melhor todos os processos biológicos, particularmente aqueles que envolvem desenvolvimento, crescimento, amadurecimento e envelhecimento dos organismos, como discutido por Halberg *et al*. (1972, 1979) e, mais recentemente, por Araújo (1995) e Araújo e Marques (1997, 2003).

A Intermodulação de Freqüências como Princípio Organizativo

Pode-se pensar em um sistema mais complexo, que englobe as diversas freqüências que temos discutido aqui? A resposta é afirmativa, havendo hoje em dia diversas evidências experimentais (Araújo & Marques 1997, 2003). A compreensão da ritmicidade biológica não passa apenas pelos ritmos circadianos, mas também pelos ritmos com outras freqüências, tanto aquelas com correlatos com os ciclos geofísicos, quanto as que não apresentam esta propriedade. De uma certa maneira, com esta abordagem é possível compreender melhor todos os processos naturais dos próprios ciclos biológicos, como os processos de desenvolvimento, de crescimento, de amadurecimento, de envelhecimento e também os aspectos filogenéticos (Halberg *et al.* 1972, Araújo & Marques 1997, 2003).

A integração de fenômenos em diferentes níveis de organização dentro dos organismos e em torno deles, o meio ambiente, ocorre certamente no tempo e no espaço (Menna-Barreto & Marques 2003). Os ritmos das diversas atividades e sistemas fisiológicos, por exemplo, estão numa variedade enorme de tempos, de frações de segundos a horas. Esses ritmos podem ser modulados pela expressão de outros ritmos. Além disso, vários desses ritmos, de diferentes sistemas e funções fisiológicas e comportamentais, se relacionam mutuamente por meio de processos de integração, com ritmos de outros períodos, por exemplo, com os ritmos infradianos de 4-5 dias ou de aproximadamente 30 dias, como dos ciclos estrais de ratos ou da menstruação da mulher e de alguns outros primatas.

Nos diversos ciclos reprodutivos dos diferentes animais e plantas, vemos que a escala de tempo das inter-relações de freqüências torna-se mais e mais ampla e complexa. A resolução dessas interações, múltiplas e variadas, é um desafio para a elaboração de uma visão integrada do fenômeno biológico (Halberg 1981, Cornélissen *et al.* 1982, Araújo 1995, Araújo & Marques 1997, 2003).

Intermodulação entre Ritmos Ultradianos e Circadianos

O possível significado biológico dos ritmos ultradianos pode ser explicado por dois modelos. No primeiro, o chamado modelo adaptativo, as oscilações ultradianas podem ser consideradas como transições necessárias, com a ocorrência de cada fase distinta, sendo indispensável para uma eficiência máxima de todos os sistemas existentes nos organismos. No segundo, as oscilações são meramente reflexos dos limites imprecisos de um controle homeostático que ocorre através de mecanismos de

manutenção dos parâmetros biológicos em um nível constante (Araújo & Marques 1997, 2003).

No entanto, a regularidade e a periodicidade consistente dos padrões ultradianos são fortalecedoras do modelo adaptativo. Uma sincronização dos eventos intermitentes, típico de um padrão ultradiano, promove uma utilização econômica da energia necessária às funções biológicas. Por esse procedimento haveria uma melhor distribuição temporal e espacial dos recursos energéticos disponíveis, com a possibilidade de utilização mais econômica e completa de substratos e produtos por processos independentes. Sendo assim, a ritmicidade ultradiana seria de utilidade para a coordenação de processos metabólicos e comportamentais em uma série de eventos de ocorrência simultânea, todos eles funcionando com eficiência máxima. São conhecidos já há algum tempo ajustes de fase promovidos pela oscilação circadiana sobre uma série de oscilações ultradianas (Aschoff & Gerkema 1985). No ciclo vigília/sono, por exemplo, o início do sono tem um efeito de ajuste de fase para a ritmicidade ultradiana de secreção dos hormônios prolactina, GH e LH (van Cauter & Refetoff 1985). O perfil do cortisol plasmático é o resultado de uma sucessão de pulsos da glândula supra-renal, onde a magnitude desse perfil é modulada por um ritmo circadiano (van Cauter & Honickx 1985).

Diversos fatores parecem ter efeitos pronunciados sobre o padrão ultradiano de secreção de determinados hormônios ligados aos ciclos estrais e reprodutivos. Por exemplo, a freqüência de liberação ultradiana de gonadotrofinas sofre mudanças durante o ciclo menstrual (Veldhuis *et al.* 1984, Soules *et al.* 1985, Caldas *et al.* 1993).

Intermodulação entre Ritmos Circadianos e Infradianos

Em alguns roedores (ratos e camundongos) já foi demonstrado que a ovulação ocorre a intervalos fixos, relativos ao ciclo claro/escuro, em condições de iluminação rigidamente controlada (Schwartz 1969). A ovulação circadiana ocorre, aproximadamente, na hora esperada nos animais mantidos em condições constantes (McCormack & Siridaran 1978). Mesmo aqueles eventos comportamentais, que são induzidos por alterações hormonais próprias do ciclo ovariano, mostram variações diárias (Rusak 1981, Turek *et al.* 1984).

Em diversas espécies de roedores, os eventos relacionados ao estro, como a ovulação, o aumento de secreção de progesterona após a ovulação e o início da

receptividade sexual, estão todos relacionados ao sistema circadiano. Esses eventos ocorrem de forma precisa apenas em determinados momentos do dia, mas somente naqueles dias em que sua ocorrência é esperada (Schwartz 1969, Fitzgerald & Zucker 1976, Lloyd *et al.* 1982b, Keefe & Turek 1985). Além disso, todos os eventos circadianos relacionados aos ciclos reprodutivos devem ocorrer em uma época específica do ano (Reiter & Follet 1980, Follet & Follet 1981, Bronson 1987). Não é sem razão, portanto, que há várias evidências mostrando ritmos circadianos de nascimento e morte, incluindo a própria sazonalidade de nascimentos de animais humanos e não humanos (Aschoff 1981, Smolensky *et al.* 1982, Roenneberg & Aschoff 1990, Lercherl *et al.* 1993).

A modulação de períodos circadianos e infradianos envolve diversos ritmos. Por exemplo, os períodos circadiano e circasseptano (semanal), nos casos das mitoses do epitélio corneal ou mesmo no contéudo de ácidos nucléicos do fígado de ratos (Marques *et al.* 1988, 1989). Há modulação de períodos circadiano e circamensal nos ritmos da temperatura corporal, pressão arterial, ciclos hormonais e de comportamento, incluindo a espécie humana (Ferin *et al.* 1974, Pengelly 1974, Halberg 1988).

Intermodulação entre Ritmos Ultradianos, Circadianos e Infradianos

Uma questão de relacionamento de freqüências ainda mais complexa envolve os ritmos ultradianos, circadianos e infradianos de diversas variáveis. A persistência desses ritmos, mesmo na ausência de qualquer indicação periódica externa, leva necessariamente à idéia de que os diversos sistemas de temporização internos são os responsáveis pela geração de todos esses ritmos. É claro que a natureza dos mecanismos biológicos que seriam a base da expressão desses diversos ritmos de diferentes freqüências deve envolver diferentes processos e sistemas fisiológicos. A geração de ritmos infradianos, incluindo, por exemplo, os ritmos circanuais, parece depender da interação de vários orgãos e tecidos, sistemas hormonais os mais diversos e sistemas de neuromodulação também diversos. Por outro lado, sabemos hoje também que a geração de sinais circadianos e ultradianos poderia surgir de interações inter e/ou intracelular, como discutidos por Turek e van Cauter (1988).

Os mecanismos envolvidos nos ciclos reprodutivos provavelmente são o melhor exemplo demonstrativo da riqueza de processos fisiológicos e comportamentais envolvendo diferentes freqüências em diferentes momentos. Os próprios ritmos

associados com mecanismos e processos reprodutivos cobrem um amplo espectro de freqüências. Essas vão desde as chamadas liberações pulsáteis (ultradianas) de hormônios, até a faixa infradiana. Mesmo aqui é possível descrever em diferentes sistemas e organismos, diferentes períodos, representativos dos diversos ciclos estrais e menstruais, a característica sazonalidade da reprodução e do nascimento de filhotes, passando pela marcação circadiana extremamente rígida para algumas variáveis do processo (Follet & Follet 1981).

Há um outro ciclo biológico em que a presença simultânea de freqüências indo da faixa ultradiana até a infradiana se mostra muito claramente. O ciclo atividade/repouso, ou no caso específico dos humanos, o ciclo vigília/sono, é um bom exemplo da existência e da interação de diferentes freqüências, seja nos seus aspectos fisiológicos ou ontogenéticos. A presença de diferentes freqüências atuando, inclusive com diferentes pesos ou contribuição de cada uma delas, são descritas já há algum tempo, ao longo do ciclo de vida dos humanos (Benoit 1981, Menna-Barreto *et al.* 1993). Por outro lado, os trabalhos de Sue Binkley, registrando a atividade locomotora, os níveis hormonais e o ciclo atividade/repouso, em mulheres saudáveis, permitiram descrever ritmos de freqüências circadiana, semanais (circasseptanos), menstruais, lunares e circanuais em todas essas variáveis (Binkley *et al.* 1989, Binkley 1990, 1992).

No presente momento, podemos apenas especular sobre a importância e o papel fisiológico dessas interações, em face das poucas informações que dispomos. É lógico que o(s) sistema(s) de temporização circadiana deve(m) ter um papel central na organização temporal dos processos descritos acima, sejam processos reprodutivos ou não. Isso porque muitos eventos relacionados com a reprodução variam nitidamente com um padrão circadiano. No entanto, a expressão hormonal é caracteristicamente ultradiana, seja ela pulsátil ou não, mesmo que modulada de forma circadiana. Isso pode ser observado nas suas características da amplitude de variação ou na sua própria freqüência. Por outro lado, como vimos anteriormente, sabe-se há muito que o próprio sistema circadiano deve estar envolvido na avaliação de alterações fotoperiódicas ao longo do ano, com o suceder das diferentes estações do ano (Turek & van Cauter 1988, Golombek & Aguilar-Roblero 2003, Marques 2003a, Marques *et al.* 2003).

CONCLUSÃO

Pode-se dizer que, a partir dos anos 60 do século passado, a Cronobiologia, através da demonstração da ubiqüidade da organização temporal biológica e do funcionamento rítmico de estruturas e funções, tem destacado o tempo como uma dimensão básica dos organismos vivos. Os estudos cronobiológicos mostram e estabelecem, de certa forma, o princípio de uma coordenação para a ritmicidade biológica, por meio de processos essencialmente dinâmicos, melhor do que a visão um tanto simplista da regulação para manter a constância, onde os ritmos eram vistos apenas como fenômenos secundários. Segundo o nosso ponto de vista, a cronobiologia fornece modelos mais adequados da função biológica, integrando ritmos celulares e neuroendócrinos básicos, através da construção de redes rítmicas em termos estruturais e funcionais. O possível valor adaptativo desses esquemas de organização, por meio de processos dinâmicos de integração e modulação, é fortalecido em razão da possibilidade ampliada de ajustes finos aos ciclos ambientais.

REFERËNCIAS

Andrade M, Menna-Barreto L, Louzada F. 2003. Ontogênese da ritmicidade biológica. pp. 247-67. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*. 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Araújo JF. 1995. *Intermodulação de Freqüências: Um Modelo Funcional para a Organização Temporal dos Seres Vivos*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Psicologia, USP, São Paulo, SP.

Araújo JF, Marques N. 1997. Intermodulação de freqüências dos ritmos biológicos. pp. 85-96. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*. 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Araújo JF, Marques N. 2003. Intermodulação de freqüências dos ritmos biológicos. pp. 99-117. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*. 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Aschoff J. 1951. Die 24-stunden-periodik der maus unter konstanten umwel-bedingungen. *Naturwissenschaften*, 38: 506-7.

Aschoff J. 1952. Frequenzänderung der aktivitätsperiodik bei mäusen in dauerdunkel und dauerlicht. *Arch. Ges. Physiol.*, 255: 197-203.

Aschoff J. 1954. Zeitgeber der tierischen tagesperiodik. *Naturwissenschaften*, 41: 49-56.

Aschoff J. 1958. Tierische periodik unter dem einfluss von zeitgebern. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 15: 1-30.

Aschoff J. 1959. Periodik licht-und dunkelaktiver tiere unter konstanten umgebungsbedingungen. *Arch. Ges. Physiol.* 270: 9.

Aschoff J. 1981. Annual rhythms in man. pp. 475-87. *In*: Aschoff J (org.). *Handbook of Behavioral Neurobiology: Biological Rhythms*, vol. 4. New York: Plenum Press.

Aschoff J, Wever R. 1976. Human circadian rhythms: a multioscillatory system. *Federation Proceeding* 35: 2326-32.

Aschoff J, Gerkema M. 1985. On diversity and uniformity of ultradian rhythms. pp. 321-34. *In*: Schulz H, Lavie P (orgs.). *Ultradian Rhythms in Physiology and Behavior*. Berlin: Springer-Verlag.

Aschoff J, Tokura H. 1986. Circadian activity rhythms in squirrel monkeys: entrainment by temperature cycles. *Journal of Biological Rhythms* 1: 91-100.

Aschoff J. 1990. From temperature regulation to rhythm research. *Chronobiological International* 7: 179-86.

Balsalobre A, Brown SA, Marcacci L, Tronche F, Kellendok C, Reichardt HM, Schultz G, Schibler U. 2000. Resetting of circadian time in peripheral tissues by glucocorticoid signaling. *Science* 289: 2344-7.

Bateman MA. 1955. The effect of light and temperature on the rhythm of pupal ecdysis in the Queensland fruit-fly, *Dacus* (Strumeta) *tryoni* (Frogg.). *Australian Journal of Zoology* 3: 22-33.

Benedito-Silva AA. 2003. Aspectos metodológicos da cronobiologia. pp. 297-320. *In*: Marques N, Menna-Barreto L. (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Benoit . 1981. Le rythme veille-sommeil chez lénfant: I. Physiologie. *Arch. Fr. Pediatr.* 38: 619-26.

Binkley S, Tome MB, Mosher K. 1989. Weekly phase shifts of rhythms self-reported by almost feral human students in the USA and Spain. *Physiological Behavior* 46: 423-7.

Binkley S. 1990. *The Clockwork Sparrow: Time, Clocks, and Calendars in Biological Organisms*. Englewood Cliffs: Prentice-Hall.

Binkley S. 1992. Wrist activity in woman: daily, weekly, menstrual, lunar, annual cycles. *Physiological Behavavior* 52: 411-21.

Bremer H. 1926. Über die tageszeitliche konstanz im schlupftermine der imagines einiger insekten und ihre experimentelle beeiflussbarkeit. *Zeitschr. Wiss. Insektenbiol.* 21: 209-16.

Bronson FH. 1987. Seasonal breeding. pp. 1831-71. *In*: Knobil E, Neil JD (eds.). *The Physiology of Reproduction*. New York: Raven Press.

Brown Jr FA, Webb M. 1948. Temperature relations of an endogenous daily rhythmicity in the fiddler crab. *Uca*. *Physiol. Zool.* 21: 371-81.

Bünning E. 1935. Zur kenntnis der erblichen tagesperiodität bei den premablattern von *Phaseolus multiflorus*. *Jahrh. Wiss. Bot.* 81: 411-8.

Bünning E. 1958. Tagesperiodiche bewegungen. pp. 579-656. *In*: *Encyclopedia of Plant Physiology*, 17. Berlin: Springer-Verlag.

Bünning E. 1960. Circadian rhythms and time measurement in photoperiodism. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 25: 249-56.

Boulos Z, Terman M. 1980. Food availability and daily biological rhythms. *Neuroscience Biobehav. Review* 4: 119-31.

Boulos Z, Rosenwasser A, Terman M. 1980. Feeding schedules and the circadian organization of behavior in the rat. *Behav. Brain Res.* 1: 39-65.

Büttner D. 1992. Social influences on the circadian rhythm of locomotor activity and food intake of guinea pigs. *J. Interdiscipl. Cycle Res.* 23: 100-12.

Caldas MCS, Rosa e Silva AAM, Fleury JJ, Araújo JF, Menna-Barreto L, Marques N. 1993. Independência dos padrões rítmicos de progesterone (P4) e temperatura C) em éguas na fase lútea. pp. .....*In*: *Simpósio Miguel Covian*. Ribeirão Preto, SP, agosto 1993. *Anais*. Ribeirão Preto, SP.

Chandrashekaran MK. 1974. Phase shifts in the *Drosophila pseudoobscura* circadian rhythm evoked by temperature pulses of varying length. *J. Interdisc. Cycle Res.* 5: 371-80.

Cornélissen G, Nagayama H, Halberg F, Takahashi R. 1982. The need of quantitative circannual as well as circadian rhythm assessment in murine chronopharmacology. pp. 265-71. *In*: Takahashi R, Halberg F & Walker C (eds.). *Toward Chronopharmacology*. Oxford: Pergamon Press.

Crowley M, Bovet J. 1980. Social synchronization of circadian rhythms in deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 99-105.

Czeisler C, Weitzman ED, Moore-Ede MC, Zimmerman JC, Knauer RS. 1980. Human sleep: its duration and organization depend on its circadian phase. *Science* 210: 1264-7.

Daan S, Pittendrigh C. 1976. A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. II. The variability of phase response curve. *Journal of Comparative Physiology* 106(A): 253-66.

De Coursey PJ. 1960. Phase control of activity in a rodent. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 25: 49-55.

Diez-Noguera A, Diambra L. ANO. A modelagem dos ritmos biológicos. pp. 119-32. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações,* 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Farner DS. 1985. Annual rhythms. *Annual Review on Physiology* 47: 65-82.

Ferin M, Halberg F, Richart RM, Wiele RLV. 1974. *Biorhythms and Human Reproduction*. New York: John Wyley & Sons.

Fitzgerald KM, Zucker I. 1976. Circadian organization of the estrous cycle of the golden hamster. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 73: 2923-7.

Follet BK, Follet DE. 1981. *Biological Clocks in Seasonal Reproductive Cycles*. Bristol: Scientechnica.

Francis AJP, Coleman GJ. 1988. The effect of ambient temperature cycles upon circadian running and drinking activity in male and female laboratory rats. *Physiol. Behav.* 43: 471-7.

Frisch B, Aschoff J. 1987. Circadian rhythms in honeybees: entrainment by feeding cycles. *Physiological Entomology*, 12: 41-9.

Golombek D, Aguilar-Roblero R. 2003. Mecanismos de temporização nos vertebrados. pp. 163-90. *In*: Marques N & Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações,* 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Graham TE, Hutchison VH. 1979. Turtle diel activity: response to different regimes of temperature and photoperiod. *Comparative Biochemical Physiology*, 63(A): 299-305.

Gwinner E. 1986. *Circannual Rhythms: Endogenous Annual Clocks in the Organization of Seasonal Process*. Berlin: Springer-Verlag.

Halberg F, Visscher MB, Bittner JJ. 1954. Relation of visual factors to eosinophil rhythm in mice. *American Journal of Physiology* 179: 229-35.

Halberg F. 1960. Temporal coordination of physiologic function. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 25: 289-310.

Halberg F. 1967. Claude Bernard, referring to an extreme variability of the internal milieu. pp. 193-210. *In*: Editores. *Claude Bernard and Experimental Medicine*. Cambridge: Schenkman.

Halberg F. 1969. Chronobiology. *Annual Review on Physiology* 31: 675-725.

Halberg F, Johnson EA, Nelson W, Runge W, Sothern R. 1972. Autorhythmometry: procedures for physiologic self-measurements and their analysis. *Physiology Teacher* 1: 1-11.

Halberg F, Halberg E, Halberg J. 1979. Collateral-interacting hierarchy of rhythm coordination at different organization levels, changing schedules and aging. pp. 421-34. *In*: Suda M, Hayashi O, Nakayama H (eds.). *Biological Rhythms and Their Central Mechanisms*. Amsterdan: Elsevier North Holland Biomedical Press.

Halberg F. 1981. Biologic rhythms, hormones and aging. pp. 451-76. *In*: Vernadakis A, Timiras PS (eds.). *Hormones in Development and Aging*. New York: Spectrum Publications.

Halberg F. 1983. *Quo vadis* basic and clinical chronobiology: promise for health maintenance. *American Journal Anatomy* 168: 543-94.

Halberg F. 1987. Chronobiology: professional wallflower or paradigm of biomedical thought and practice? pp. 1-26. *In*: Pauly JE, Scheving LE (eds.). *Advances in Chronobiology, Part A.*

Halberg F. 1988. *Chronobiology of Human Blood Pressure*. 4ª ed. Minneapolis: Meditronic.

Hastings JW, Rusak B, Boulos Z. 1991. Circadian rhythms: the physiology of biological timing. pp. 435-546. *In*: Prosser CL (org.). *Neural and Integrative Animal Physiology*. New York: Wiley-Liss, Inc.

Herzog ED, Huckfeldt RM. 2003. Circadian entrainment to temperature, but not light, in the isolated suprachiasmatic nucleus. *Journal of Neurophysiology* 90: 763-70.

Hoffmann K. 1965. Overt circadian frequencies and the circadian rule. pp. 87-94 *In*: Aschoff J (org.). *Circadian Clocks*. Amsterdan: North Holland.

Johnson CH. 1990. *An Atlas of Phase Response Curves for Circadian and Circatidal Rhythms*. Nashville: Vanderbilt University Press.

Johnson MS. 1939. Effects of continuous light on periodic spontaneous activity of white-footed mice (*Peromyscus*). *Journal of Experimental Zoology* 82: 315-28.

Kalmus H. 1934. Über die Natur dês zeitgedächtnisses der bienen. *Zeitschr. f. vergl. Physiol*. 20: 405-19.

Kavaliers M. 1980. Social groupings and circadian activity of the killifish, *Fundulus heterociclus*. *Biological Bulletin* 158: 69-76.

Keefe DL, Turek FW. 1985. Circadian time keeping processes in mammalian reproduction. pp. 346-400. *In*: Editors. *Oxford Reviews of Reproductive Biology*. Oxford: Oxford University Press.

Kosobud AEK, Pecoraro NC, Rebec GV, Timberlake W. 1998. Circadian activity precedes daily methamphetamine injections in the rat. *Neuroscience Letters* 250: 99-102.

Kyriacou CP, Hall JC. 1980. Circadian rhythm mutations in *Drosophila melanogaster* affect short-term fluctuations in the male´s coutship song. *Proceedings of the National Academy of Science of the United Stated of America* 77: 6729-33.

Lercherl A, Simoni M, Nieschlag E. 1993. Changes in seasonality of birth rates in Germany from 1951 to 1990. *Naturwissenschafen* 80: 516-8.

Lloyd D, Edwards SW, Fry JC. 1982. Temperature-compensated oscillations in respiration and cellular protein content in synchronous cultures of *Acanthamoeba castellanii*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United Stated of America* 79: 3785-8.

Lloyd D, Poole RK, Edwards SW. 1982. *The Cell Division Cycle*. London: Academic Press.

Lopes PF, Marques N, Pinto E, Colepicolo P. 2003. Organização cellular e molecular dos ritmos biológicos. pp. 223-45. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Marimuthu G, Subbaraj RA, Chandrashekaran MK. 1978. Social synchronization of the activity rhyhtm in a cave-dwelling insectivorous bat. *Naturwissenschaften* 65: 600.

Markus RP, Afeche SC, Barbosa Jr EM, Lotufo CMC, Cipolla-Neto J. 2003. Glândula pineal e melatonina. pp. 191-222. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Marques MD. 2003a. Mecanismos de temporização em unicelulares, plantas e invertebrados. pp. 133-61. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Marques, M. D. 2003b. Evolução da ritmicidade biológica. pp. 269-80. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP,

Marques MD, Golombek D, Moreno C. 2003. Adaptação temporal. pp. 55-98. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Marques N. 1987. Ritmos biológicos e comportamento. *Anais de Etologia* 5: 11-24.

Marques N, Sánchez de la Peña S, Ungar F, Halberg F. 1988. Circadian stage-dependent effect of ACTH and melatonin on protein synthesis by rat adrenal cells. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 21: 759-62.

Marques N, Sánchez de la Peña S, Mushiya T, Ungar F, Halberg F. 1989. Infradian modulation of liver nucleic acid and lipid content of adult female Lewis/S rats. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 22: 1479-83.

Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). 2003. *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP. (foram citados vários capítulos do livro e agora o livro todo)

McCormack CE, Siridaran R. 1978. Timing of ovulation in rats during exposure to continuous light: Evidence for a circadian rhythm of LH secretion. *Journal of Endocrinology* 76: 135-44.

Menaker M, Eskin A. 1966. Entrainment of circadian rhythms by sound in *Passer domesticus*. *Science* 154: 1579-81.

Menna-Barreto L, Benedito-Silva AA, Marques N, Andrade MMM, Louzada F. 1993. Ultradian components of the sleep-wake cycle in babies. *Chronobiology International* 10: 103-8.

Menna-Barreto L. 2003. O tempo na Biologia. pp. 25-9. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Menna-Barreto L, Marques N. 2003. O tempo dentro da vida, além da vida dentro do tempo. *Ciência e Cultura, Temas e Tendências* 54(2): 44-6.

Michel U, Hardeland R. 1985. On the chronobiology of Tetrahymena. III. Temperature compensation and temperature dependence in the ultradian oscillation of tyrosine aminotransferase. *J. Interdisc. Cycle Res.* 16: 17-23.

Minors DS, Waterhouse JM. 1987. The problem of masking and some ways to deal with it. pp. 119-35. *In*: Hildebrandt G, Moog R, Raschke F (eds.). *Chronobiology and Chronomedicine*. Frankfurt: Peter Verlang.

Minors DS, Waterhouse JM. 1989. Masking in humans: the problem and some attempts to solve it. *Chronobiology International* 6: 29-53.

Mistleberger R. 1994. Circadian food-anticipatory activity: Formal models and physiological mechanisms. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 18: 171-95.

Moreno C, Fischer FM, Menna-Barreto L. 2003. Aplicações da Cronobiologia. pp. 321-36. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Mrosovsky N. 1988. Phase response curves for social entrainment. *Journal of Comparative Physiology* 162(A): 35-46.

Mrosovsky N, Reebs SG, Honrado GI, Salmon PA. 1989. Behavioral entrainment of circadian rhythms. *Experientia*, 45: 696-702.

Mrosovsky N, Salmon PA. 1990. Trizolam and phase-shifting acceleration reevaluated. *Chronobiology International* 7: 35-41.

Mrosovsky N. 1995. A non-photic gateway to the circadian clock of hamsters. pp. 154-74. *In*: Chadwick DJ, Ackrill K (eds.). *Circadian Clocks and Their Adjustment. Ciba Foundation Symposium* 183. Chichester: John Wiley & Sons.

Park O, Keller JG. 1932. Studies in nocturnal ecology: II. Preliminary analysis of activity rhythm in nocturnal forest insects. *Ecology* 13: 335-46.

Pengelley ET. 1974. *Circannual Clocks. Annual Biological Rhythms*. New York: Academic Press.

Pittendrigh CS. 1954. On temperature independence in the clock-system controlling emergence time in Drosophila. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 40: 1018-29.

Pittendrigh CS. 1960. Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 25: 159-84.

Pittendrigh CS, Bruce VG. 1957. An oscillation model for biological clocks. pp. 75-109. *In*: Rudnik D (ed.). *Rhythmic and Synthetic Processes in Growth*. Princeton: Princeton University Press.

Pittendrigh CS, Minis DH. 1972. Circadian systems: longevity as a function of circadian resonance in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 69: 1537-9.

Pittendrigh CS. 1981. Entrainment. pp. 95-124. *In*: Aschoff J (ed.). *Handbook of Behavioral Neurobiology: Biological Rhythms*, vol. 4. New York: Plenum Press.

Ralph MR, Mrosovsky N. 1992. Behavioral inhibition of circadian responses to light. *Journal of Biological Rhythms* 7: 353-9.

Regal PJ, Connolly MS. 1980. Social influences on biological rhythms. *Behaviour* 72: 171-99.

Reiter RJ, Follet BK (eds.). 1980. *Progress in Reproductive Biology: Seasonal Reproduction in Higher Vertebrates*. Basel: Karger.

Reppert SM, Schwartz WJ. 1986. The maternal suprachiasmatic nuclei are necessary for maternal coordination of the developing circadian system. *Journal of Neuroscience* 6: 2724-9.

Roberts SK. 1965. Photoreception and entrainment of cockroach activity rhythms. *Science* 148: 958-9.

Roenneberg T, Aschoff J. 1990. Annual rhythm of human reproduction: I. Biology, sociology or both? *Journal of Biological Rhythms* 5: 195-216.

Rotenberg L, Marques N, Menna-Barreto L. 2003. História e perspectivas da Cronobiologia. pp. 31-53. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

Rusak B. 1981. Vertebrate behavioral rhythms. pp. 183-213. *In*: Aschoff J (ed.). *Handbook of Behavioral Neurobiology: Biological Rhythms*, vol. 4. New York: Plenum Press.

Saunders DS. 1976. *Insect Clocks*. Oxford: Pergamon Press.

Saunders DS. 1982. *Insect Clocks.* 2ª ed. Oxford: Pergamon Press.

Schwartz NB. 1969. A model for the regulation of ovulation in the rat. *Rec. Prog. Horm. Res.* 25: 1-42.

Schwassmann HO. 1971. Biological rhythms. pp. 371-428. *In*: Hoar WS, Randal DJ (orgs.). *Fish Physiology: Environmental Relations and Behavior*, vol. 6.

Smolensky M, Halberg F, Sargent F. 1982. Chronobiology of life sequence. pp. 281-318. *In*: Itoh S, Ogata K, Yoshimura H (eds.). *Advances in Climatic Physiology*. Tokyo: Igaku Shoin Ltd.

Soules MR, Steiner RA, Cohen NL, Bremner WJ, Clifton DK. 1985. Nocturnal slowing of pulsatile luteinizing hormone secretion in women during the follicular phase of the menstrual cycle. *J. Clin. Endocrinol. Metabol.* 61: 43-9.

Stephan FK, Swann JM, Sisk CL. 1979. Antecipation of 24-h feeding schedules in rats with lesions of the suprachiasmatic nucleus. *Behav. Neural Biol.* 25: 246-363.

Stokkan K-A, Shin-Yamazaki S, Tei H, Sakaki Y, Menaker M. 2001. Entrainment of the circadian clock in the liver by feeding. *Science* 291: 490-3.

Sulzman FM, Fuller CA, Moore-Ede C. 1977. Environmental synchronizers of squirrel monkey circadian rhythms. *J. Appl. Physiol.* 43: 795-806.

Sweeney BM, Hastings JW. 1960. Effects of temperature upon diurnal rhythms. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 25: 87-104.

Tokura H, Oishi T. 1985. Circadian locomotor activity rhythm under the influences of temperature cycle in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*, entrained by 12 hour light-12 hour dark cycle. *Comparative Biochemical Physiology* 81(A): 271-5.

Tosini G, Menaker M. 1996. Circadian rhythms in cultured mammalian retina. *Science* 272: 419-21.

Turek FW, van Cauter E. 1988. Rhythms in reproduction. pp. 1789-830. *In*: Knobil E, Neil JD (eds.). *The Physiology of Reproduction*. New York: Raven Press.

Turek FW, van Reeth O. 1988. Altering the mammalian circadian clock with the short-acting benzodiazepine, triazolam. *Trends in Neuroscience* 11: 535-41.

Turek FW, Swann J, Earnest DJ. 1984. Role of the circadian system in reproductive phenomena. *Rec. Prog. Horm. Res.* 40: 143-83.

Val FC. 2003. O tempo no estudo da evolução. pp. 281-95. *In*: Marques N, Menna-Barreto L (orgs.). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações*, 3ª ed. São Paulo: EDUSP.

van Cauter E, Honickx E. 1985. The pulsatility of pituitary hormones. pp. 41-60. *In*: Schulsz H, Lavie P (eds.). *Ultradian Rhythms in Physiology and Behavior*. Berlin: Springer-Verlag.

van Cauter E, Refetoff S. 1985. Multifactorial control of the 24-hour secretory profiles of pituitary hormones. *J. Endocrinol. Invest.* 8: 381-91.

Veldhuis JD, Beitin IZ, Johnson ML, Serabian M, Dufan ML. 1984. Biologically active luteinizing hormone is secreted in episodic pulsations that vary in relation to stage of the menstrual cycle. *J. Clin. Endocrinol. Metabol.*, 58: 1050-8.

Vernikos-Daniellis J, Winget CM. 1979. The importance of light, postural and social cues in the regulation of the plasma cortisol rhythms in man. pp. 101-6. *In*: Reinberg A, Halberg F (eds.). *Chronopharmacology*. New York: Pergamon Press.

Viswanathan N, Chandrashekaran MK. 1985. Cycles of presence and absence of mother house entrain the circadian clock of pups. *Nature* 317: 530-1.

Waterhouse JM, Minors DS. 1988. Masking and entrainment. pp. 163-71. *In*: Hekkens WTJM, Kerkhof GA, Rietveld WJ (eds.). *Trends in Chronobiology*. Oxford: Pergamon Press.

Webb HM, Bennett MF, Graves RC, Stephens GC. 1953. Relationship between time of day and inhibiting influence of low temperature on the diurnal chromatophore rhythm of *Uca*. *Biological Bulletin* 105: 386-7.

Welsh J. 1930. Diurnal rhythm of the distal pigment cells in the eyes of certain crustaceans. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 16: 386-95.

Wever RA. 1979. *The Circadian System of Man: Results of Experiments under Temporal Isolation*. Berlin: Springer-Verlag.

Winfree AT. 1980. *The Geometry of Biological Timing*. New York: Springer-Verlag.

Wilkins MB. 1965. The influence of temperature and temperature changes on biological clocks. pp. 146-63. *In*: Aschoff J. (ed.). *Circadian Clocks*. Amsterdan: North-Holland Publisher.

Zimmerman WF, Pittendrigh CS, Pavlidis P. 1968. Temperature compensation of the circadian oscillation of *Drosophila pseudoobscura* and its entrainment by temperature cycles. *Journal of Insect Physiology* 14: 669-84.

Capítulo 8

COMUNICAÇÃO

Charles T. Snowdon
snowdon@macc.wisc.edu

Department of Psychology
University of Wisconsin, Madison, USA

1. Introdução

Quase todos os animais possuem algum tipo de comportamento social. Até mesmo a espécie bissexual mais solitária deve encontrar um parceiro para se reproduzir, e as espécies assexuadas competem de alguma forma entre si. A comunicação envolve como os animais lidam suas relações sociais, não apenas com os membros de sua própria espécie, mas também com os de outras espécies com os quais podem competir por recursos, ou ainda com predadores e presas. Portanto, compreender como e porque os animais se comunicam é importante para que se possa entender o comportamento e as relações sociais desses animais.

O modelo mais simples de comunicação consiste de três elementos: um emissor, um sinal e um receptor (Smith 1977). Esse modelo é muito simplificado. Um grupo de macacos muriqui (*Brachyteles sp*.) da Mata Atlântica pode compreender entre 40 a 60 indivíduos, com muitos deles produzindo diferentes sinais complexos em intervalos muito próximos e que podem ser recebidos pela maioria dos outros macacos do grupo. Tais interações complexas são difíceis de serem entendidas. A resposta que um animal receptor dá frente a um sinal pode, ela própria, também ser um sinal que, por sua vez, é recebido por outros indivíduos e respondido com outro sinal. Tal situação de sinais entre indivíduos é mais razoável do que admitir-se um sistema com um único emissor, um único sinal e um receptor (Snowdon 1988). No entanto, para apresentarmos os aspectos importantes da comunicação, inicialmente devemos focar nesta unidade mais simples (emissor – sinal – receptor).

Mesmo essa simples unidade se torna extremamente complexa quando a analisamos integralmente. Considere um pássaro macho cantando no início da estação de acasalamento. O sinal é o canto, que pode ser gravado para análise posterior. Sua complexidade varia acentuadamente entre diferentes espécies. Um caso é o dos papagaios amazonenses que produzem sons extremamente complexos e raramente repetem uma seqüência fixa. Papagaios treinados por humanos podem até mesmo imitar a fala humana e alguns papagaios excepcionais conseguem usar sons semelhantes à fala para nomear objetos e identificar a cor, a quantidade ou o material de diferentes objetos (Pepperberg 1999). No outro extremo está um bem-te-vi norte americano que tem um canto com três notas – uma nota parecida com um assobio, seguida de uma a duas notas em um tom mais baixo na escala musical (por ex., Do - Si - Si). Entre os papagaios e os bem-te-vis, existem aves com vários graus de complexidade de canto.

Uma vez identificado o canto como um sinal, podemos apresentar mais questões: por que alguns cantos são complexos e outros são simples? Haveria riscos na emissão de cantos (por ex., um predador poderia estar ouvindo)? Diferentes tipos de ambientes afetam diferentemente a transmissão do canto: pense nas diferenças de visibilidade entre a Mata Atlântica, a floresta amazônica, o cerrado e a caatinga. Diferentes ambientes também influenciam a distância que os cantos podem atingir e sua duração. Podemos ir ainda mais longe: como os cantos são produzidos? Que estruturas mecânicas estão envolvidas na produção do canto? Como o cérebro controla o canto? Que mecanismos um receptor necessita para decodificar o canto? Que estruturas sensoriais estão envolvidas? Como o cérebro interpreta os cantos?

Podemos estudar mais detalhadamente o animal emissor. Por que um macho canta? Uma explicação ao nível fisiológico é que o hormônio sexual, a testosterona, está aumentada no início da estação de acasalamento e aumenta na freqüência de canto associado ao aumento no comportamento agressivo e sexual. Ao nível comportamental, observamos que outros machos evitam o macho que canta, ao contrário das fêmeas, que são atraídas por ele, de modo que os machos provavelmente cantam "para" comunicar a outros machos que estão defendendo um território e, às fêmeas, para informar que estão prontos para acasalamento. Em termos de desenvolvimento, sabemos que muitas aves jovens ouvem o canto dos adultos e praticam esse canto mais tarde, de forma que podemos dizer que essas aves cantam porque aprenderam o canto num período sensível de seu desenvolvimento e o praticaram para excuta-lo com habilidade**.** Finalmente, podemos estudar o emissor ao nível evolutivo: se pudéssemos amostrar vários machos e gravar seus cantos, provavelmente encontraríamos que numa mesma espécie os indivíduos com cantos mais altos, mais freqüentes e mais complexos foram mais bem sucedidos em afastar competidores e atrair parceiros sexuais e, portanto, têm maior sucesso reprodutivo, o que levou a pressões evolutivas que selecionaram esses cantos mais complexos.

A análise dos animais receptores da mensagem é mais complicada. Uma vez produzido um som no ambiente, muitos animais receptores podem detectá-lo. Uma ave macho da mesma espécie do emissor deve ser apta a identificar que o canto é produzido por um coespecífico e deve, então, avaliar se deve ou não desafiar o emissor do canto. Uma fêmea da mesma espécie também precisa identificar se o canto é de algum coespecífico para, então, avaliar o vigor e a complexidade do canto antes de decidir acasalar-se ou não com o macho emissor. Uma ave recém eclodida de alguma forma

codifica no cérebro o padrão de canto do seu pai e lembrará desse padrão um ano depois, quando inicia seu próprio canto. Já o predador não distingue a espécie, mas pode se aproximar dessa presa. Um macho de outra espécie de ave provavelmente ouve o canto, porém para ele o som é irrelevante, representando simplesmente uma fonte adicional de ruído com a qual tem que lidar ao emitir seu próprio canto. Uma pessoa inexperiente provavelmente interpretará o canto em termos musicais, apreciando as melodias que o pássaro produz. Um biólogo treinado pode utilizar o canto para contar o número de machos e o número de espécies presentes na área.

Como pode ser visto, este modelo simplificado de emissor-sinal-receptor suscita muitas questões e rapidamente se torna bastante complexo. No restante deste capítulo, serão explorados os tipos de sinais utilizados e serão examinados quais sinais são mais adequados para cada contexto. Em seguida, serão examinados diferentes modelos da função de comunicação e sobre os tipos de coisas que os animais comunicam. O capítulo é concluído versando sobre o desenvolvimento da comunicação.

2. SINAIS

2.1. Sinais Acústicos

Provavelmente devido à grande importância da fala para a comunicação humana, os sinais acústicos têm sido estudados mais amplamente do que qualquer das outras formas. O som pode ser descrito simplesmente por três variáveis: freqüências (ou ondas), amplitude (ou altura) e ritmo (ou padrão temporal). Gravadores portáteis tornam possível gravar sons de animais em praticamente qualquer lugar. Durante a segunda guerra mundial, as agências de espionagem necessitavam de equipamentos para identificar vozes e, então, foi inventado um aparelho Registrador de Voz que produzia um sinal visual da freqüência e de componentes temporais do som da voz, o que permitia a identificação do emissor. Após a guerra, os biólogos começaram a usar esse equipamento para analisar relações de tempo e freqüência entre sinais dos animais. Atualmente, programas de análise de espectro em tempo real podem ser colocados em computadores portáteis de forma que é possível analisar sons no campo (Beeman 1998).

Os sinais acústicos são produzidos de diferentes formas. Na maioria dos mamíferos, incluindo os humanos, há um órgão especializado localizado na garganta, a laringe, o qual pode ser estendido ou encurtado produzindo diferentes ondas de som. O ar expelido dos pulmões produz uma vibração na laringe numa freqüência típica (ou fundamental). No homem adulto essa freqüência pode variar entre 100 e 150 Hz (ou vibrações por segundo) e na mulher adulta varia de 150 a 300 Hz. Quando uma pessoa fala, usa tipicamente essa freqüência fundamental, mas quando canta muda constantemente a extensão da laringe para produzir sons de ondas mais longas ou mais curtas (Rubin & Vatikiotis-Bateson 1998).

No entanto, apenas a vibração da laringe não é suficiente para a complexidade de sons dos humanos e dos outros animais. A complexidade provém de mudanças rápidas em outras estruturas. A corrente de ar pode ser direcionada através da boca e do nariz (este último muito importante na produção do som de muitas palavras em Português). A língua, dentes e lábios podem se mover e moldar-se de várias formas, e mesmo a forma da cavidade oral pode também ser alterada para produzir diferentes sons. A grande variedade do som dos mamíferos pode ser explicada pelas mudanças rápidas na forma e movimento dessas estruturas, alterando-se também o tempo dessas mudanças (Hauser 1966). Por exemplo, os macacos guariba machos (*Alouatta* sp.) do Brasil têm grandes sacos na garganta que são usados para amplificar os sons. Seus gritos podem ser ouvidos a grande distância (até 2 km).

Em pássaros canoros os sinais acústicos são mais complexos. Ao invés de uma única laringe vibratória localizada na traquéia, muitos pássaros têm dois órgãos vibratórios, chamados siringe, cada um localizado em cada brônquio. Cada siringe é independentemente controlada pelo cérebro. Assim, com dois órgãos vibratórios, ao invés de um, os pássaros produzem sons altamente complexos (Gaunt & Nowicki 1998). Os insetos têm um sistema respiratório muito diferente e não conseguem usar ar expirado para produzir sons, de forma que usam outros meios. Os grilos têm em suas pernas e corpo cristas na forma de pente, de maneira que esfregando rapidamente suas pernas sobre esses pentes produzem sons para comunicação (Hoy *et al*. 1977).

Uma vez produzido o som, as vibrações difundem-se do emissor por meio de ondas sucessivas. Os sons podem variar numa ampla faixa de freqüências. A espécie humana é acostumada a sons dentro da faixa de seu ouvido (de 60 a 18.000 Hz ou vibrações por segundos), mas muitos animais produzem sons fora dessa faixa de audição. Esses sons podem ser detectados somente com instrumentos especializados

(Pye & Langbauer 1998). Cada freqüência tem um comprimento de onda característico. A velocidade do som no ar é de aproximadamente 300 m s^{-1}, de forma que um som com freqüência de 300 Hz tem comprimento de onda de 1 m. Uma freqüência 10 vezes maior (3000 Hz) tem comprimento de onda de 10 cm, e uma freqüência 100 vezes maior tem comprimento de onda de 1 cm. Ao contrário, um som 10 vezes menor (30 Hz) tem comprimento de onda de 10 m. A velocidade do som na água é 5 vezes maior que no ar, de forma que um som produzido com a mesma energia pode deslocar-se 5 vezes mais na água (Tyack 1998).

Por que isso é importante? Há duas razões. Primeiro, gasta mais energia produzir vibrações em alta taxa do que em baixa taxa, de forma que sons de alta freqüência despendem mais energia para produzir a mesma emissão do que sons de baixa freqüência devido à inércia das moléculas de ar que precisam ser ativadas. Segundo, aspectos do ambiente, como árvores, folhas, rochas etc. refletirão sons de comprimentos de onda curtas (alta freqüência) mais prontamente do que sons de ondas longas (baixa freqüência). Essas características físicas da freqüência do som levam a algumas idéias interessantes sobre o desenho do sinal (Wiley & Richards 1978).

Como você delinearia um som para longas distâncias? Baseado nas propriedades físicas do som, os de baixa freqüência percorreriam distâncias mais longas e passariam por obstáculos mais facilmente do que os sons de alta freqüência. Alguns animais, como os elefantes e algumas baleias, produzem sons de freqüências muito baixas, abaixo da faixa de audição humana (Pye & Langbauer 1998). Freqüentemente os seres humanos percebem esses sons de baixa freqüência simplesmente como vibrações no solo. Pesquisadores na África têm usado alto-falantes gigantes para reproduzir os sons dos elefantes e encontraram que esses animais ouvem e respondem a esses sons mesmo a distâncias de 2 a 3 km (Langbauer *et al*. 1991). Dado o enorme tamanho das baleias e pelo fato do som ser transmitido mais rapidamente na água, os sons de baixa freqüência emitidos pelas baleias podem atingir várias centenas de quilômetros.

E com você delinearia um som para localizar coisas pequenas? Novamente, com base na física do som, aqueles de alta freqüência seriam refletidos pelos objetos pequenos, enquanto que os sons de baixa freqüência passariam ao redor de objetos pequenos. Tanto morcegos quanto golfinhos usam ecolocação para localizar as presas. Eles emitem pulsos de sons de alta freqüência (acima da faixa de audição humana), usando o tempo de pausa entre os pulsos para ouvirem os ecos. O tempo entre a

produção de um pulso e a audição do eco é uma medida da distância que o objeto está do emissor – menor o tempo para ouvir o eco, mais próximo está o objeto (Pyer & Langbauer 1998). Experimentos têm mostrado que os morcegos podem navegar entre pequenos fios colocados em uma sala e podem capturar rapidamente uma grande quantidade de pequenos insetos (Griffin 1958).

Os fatores ambientais afetam o deslocamento do som. Em florestas tropicais, há grande diferença de temperatura entre o chão e a atmosfera no amanhecer e no anoitecer. Essa diferença térmica atua como uma lente que reflete sons de volta para o chão, significando que os sons produzidos no solo atingem distâncias até duas vezes maiores pela manhã e anoitecer do que ao meio-dia. (Waser & Waser 1977). Assim, como esperado, a maioria das aves e muitos macacos altamente vocalizadores, como os macacos guariba e titi (*Callicebus* sp.), emitem sinais sonoros mais freqüentemente pela manhã e final da tarde do que ao meio-dia (Sekulic 1982).

Fatores ambientais podem distorcer mais alguns tipos de vocalizações do que outros. Se há muita vegetação, os sons são refletidos por essa vegetação, produzindo reverberação (ou o eco produzido por um sintetizador). A reverberação dificulta a percepção dos intervalos entre diferentes notas ou partes das vocalizações. Sons de alta freqüência deterioram-se mais rápido do que os de alta freqüência, não apenas porque necessitam de mais energia para serem produzidos, mas também porque são mais facilmente refletidos e absorvidos pela vegetação.

Dois experimentos ilustram esses pontos. Um estudo registrou chamadas naturais de macacos guariba emitidas próximas e a muitos metros de distância, em local onde havia reverberação (Whitehead 1987). Esses dois sons foram seqüenciados de duas formas: normal-reverberação, que seria o padrão de se ouvir caso o macaco guariba estiva se afastando; e reverberação-normal, que é o padrão quando o macaco se aproxima. Essas duas seqüências foram reproduzidas por alto-falantes a vários grupos dos macacos guariba. Eles basicamente ignoraram a seqüência que indicava que o macaco estava se afastando, mas aproximaram-se do alto-falante e começaram a responder com chamadas e ameaças à seqüência representando a aproximação de um estranho ao grupo. Esse resultado sugere que os macacos podem usar mudanças na reverberação das vocalizações para detectar se outros macacos estão se aproximando ou se afastando (Whitehead 1987).

O segundo experimento foi feito com mico leãozinho (*Cebuella pygmaea*) no oeste da Amazônia (de la Torre & Snowdon 2002). Eles são os menores macacos do

mundo (cerca de 120 g) e vivem em áreas muito pequenas (< 1 ha). Eles têm três tipos de chamadas de contato. Todos são de alta freqüência, mas um tem uma modulação de freqüência (variação em freqüência) de 30 vezes por segundo; o segundo é mais alto e tem várias notas curtas emitidas na freqüência de aproximadamente 16 notas por segundo; e o terceiro tem somente duas notas. Exemplos dessas chamadas foram tocados no ambiente natural e regravados a 10, 20, 40 and 80 m. Aos 40 m foi impossível gravar o primeiro chamado e o segundo estava bastante distorcido, perdendo componentes de alta freqüência e apresentando várias reverberações. Ao contrário, a terceira chamada pôde ser gravada a 80 m de distância. A primeira chamada apresentou distorção mesmo quando gravada a 10 m de distância. Os macacos ajustaram adequadamente o uso dessas chamadas. Eles usaram a primeira apenas quando estavam numa faixa de 10 m do outro sagüi; usaram a segunda chamada quando estavam mais longe e a última somente a maiores distâncias (de la Torre & Snowdon 2002).

Um problema com qualquer forma de comunicação é que o emissor fica mais evidente não apenas para os coespecíficos, mas também para predadores. O micoleãozinho emite chamadas com altas freqüências (8 a 14 kHz). Entre os principais predadores dos sagüis estão as aves, como águias e falcões. A maioria das aves não ouve muito bem os sons acima de 5 a 6 kHz, de forma que as chamadas de alta freqüência dos micoleõeszinhos podem ser uma adaptação que evita predadores. No entanto, animais com corpos pequenos geralmente emitem chamadas com sons em freqüências maiores do que as emitidas por animais maiores. É interessante notar que todos os outros sagüis e micos, mesmo os relativamente grandes (700g) micos leões do sudeste do Brasil, têm chamadas de freqüência muito alta. Isso sugere que essas chamadas não sejam simplesmente devido ao pequeno tamanho corporal, mas provavelmente sejam adaptações contra predadores (Snowdon & de la Torre 2002).

Muitos animais apresentam dois tipos de resposta a predadores. Algumas vezes, um animal produz um som de alta freqüência (chamada de alarme) e os outros animais ficam imóveis e permanecem assim por vários minutos. Outras vezes, vários membros do grupo movem-se em direção ao predador atacando-o, enquanto emitem gritos altos, fáceis de serem localizados. Aves e sagüis vivendo num mesmo habitat produzem sons de alarme e “mobbing” semelhantes entre si. Estudos recentes desenvolvidos na África mostraram que os macacos podem entender os cantos de alarme contra predadores emitidos pelas aves (Hauser 1998, Seyfarth & Cheney 1990), e que as aves entendem os sons emitidos pelos macacos.

Uma outra característica do som é que é difundido rapidamente. A menos que o som seja repetido, ou que o animal receptor tenha sido alertado quanto ao som, ele pode ser difícil de ser detectado. Isso é bom no caso de predadores, mas não é bom se os outros membros do grupo não estão alertas ou ouvindo. Algumas vezes os animais emitem vários sons – para alertar o animal receptor sobre o que vai acontecer. O silêncio também pode ser um sinal. Ao meio-dia a oeste da Amazônia, a maioria dos membros de um grupo de micoleõeszinhos descansa ao sol. No entanto, um animal permanece separado do resto do grupo e produz, a cada poucos segundos, chamadas a uma taxa aproximadamente constante. O restante do grupo relaxa à medida que essas chamadas continuam, mas tão logo o animal vigia pára as chamadas, os outros membros do grupo ficam em alerta e imóveis. Nesse caso, a informação é transmitida pelo silêncio (Snowdon & Hodun 1981).

Sinais Visuais

Os sinais visuais são potencialmente muito mais complexos que os acústicos. Eles podem variar de acordo com a parte do corpo usada; há grande variação na cor e nos padrões de cor; pode haver uma ampla variedade de posturas; e o movimento fornece um surpreendente potencial para complexidade, uma vez que cada músculo do corpo pode ser ativado independentemente um do outro (Hailman 1977). Embora os sinais visuais possam ser gravados em filmes ou discos de vídeo para análises posteriores, são muito mais difíceis de serem analisados com precisão do que os sinais acústicos. Além disso, até que surgissem os recentes desenvolvimentos de programas para analisar imagens, era difícil examiná-las para trabalhos experimentais.

Os sinais visuais são produzidos de duas formas. A bioluminescência é a produção de luz pelo organismo. Alguns invertebrados marinhos e o inseto vaga-lume produzem uma luz brilhante a partir de reações químicas no corpo. No entanto, a maioria dos sinais visuais vem do reflexo da luz do sol ou da lua. Isso significa que, para a maioria dos animais, os sinais visuais são efetivos apenas em certas horas do dia ou em habitas em que a luz seja disponível.

A maioria dos organismos apresenta algum tipo de olho que detecta luz. No olho dos vertebrados, a luz deve passar através da pupila na frente do olho e ser focalizada sobre células receptoras na retina. Há dois tipos básicos de células: os bastonetes respondem a mudanças de claro e escuro e são importantes em momentos de baixa luminosidade; os cones respondem à cor e funcionam melhor em maiores

intensidades luminosas. Diferentes tipos de cones respondem melhor a luzes de certos comprimentos de onda (nos humanos correspondem ao vermelho, verde e azul). Cerca de 5% dos homens não conseguem distinguir entre vermelho e verde e são chamados daltônicos. Menos de 1% das mulheres apresentam essa alteração. Esse problema é acentuado nos primatas do novo mundo. Todos os macacos machos do novo mundo testados até o momento não distinguem entre as cores vermelha e verde e cerca de metade das fêmeas são daltônicas e apenas o restante tem visão normal para cores. Os macacos daltônicos para vermelho e verde têm dificuldade em perceber frutos maduros contra o fundo de folhas verdes da floresta. Portanto, um grupo pode se beneficiar de ter ao menos uma fêmea com visão normal. Esses resultados sugerem que as cores vermelha e verde não são importantes para a comunicação nos macacos neotropicais (Caine *et al*. 2003). Muitos insetos não conseguem perceber luz na faixa que denominamos "vermelha", mas eles suplantam isso tendo uma boa visão na faixa de luz ultravioleta onde os humanos não vêem bem.

A maioria dos cones está localizada no centro da retina e os bastonetes mais na periferia. Portanto, sinais com cores serão mais efetivos quando o animal receptor olhar diretamente o emissor (Hailman 1977). Os seres humanos e outros primatas fazem bom uso da visão binocular, resultante dos dois olhos dirigidos para frente e com campos de visão sobrepostos. O custo de uma visão dirigida para frente é que muito do mundo não fica visível para nós. Estire seus braços para o lado e olhe diretamente para frente. Você provavelmente não conseguirá ver seus dedos. Agora mova lentamente seus braços para frente até que possa enxergar seus dedos. Isso representa seu campo de visão e qualquer coisa fora desse campo está, por definição, invisível. O problema principal de se usar sinais visuais é que para receber o sinal o animal receptor deve estar orientado em direção ao emissor. Nós simplesmente não podemos detectar sinais atrás de nós ou ao nosso lado, a menos que outro sinal nos faça orientar em direção ao emissor.

Os sinais visuais são facilmente encobertos pelo ambiente. Vegetação, prédios, neblina e poluição se combinam limitando a faixa dos sinais visuais. Os olhos também podem detectar mudanças súbitas de movimento dos objetos, mas à medida que nos distanciamos desses objetos ou animais, fica gradativamente mais difícil perceber tais movimentos súbitos. Todos esses aspectos colocam sérias limitações à comunicação visual. Os sinais visuais são usados mais por espécies diurnas do que por espécies noturnas. Eles são mais efetivos para espécies que vivem em habitats abertos do que para aquelas que vivem em florestas, e são mais efetivos para comunicação de curta

distância do que de longa distância. Os sinais visuais produzidos a certa distância devem ter movimentos maiores, mais exagerados, para serem efetivos, e sinais de alerta em outra modalidade sensorial, digamos o som, podem ser necessários para orientar o animal receptor para a direção do emissor (Hailman 1977).

Os sinais visuais podem ser visíveis por predadores, assim como pelos coespecíficos do emissor, mas muitos animais escondem as partes do corpo que possuem cores vivas: em aves, essas partes podem ser expostas por curtos períodos e posteriormente escondidas sob as asas. Mariposas e borboletas geralmente têm as partes com cores vivas visíveis no vôo, mas escondidas no repouso. Supõe-se que as cores vivas e as cores altamente contrastantes têm importância na seleção intra-sexual, tornando um dos sexos mais atrativo que o outro. Porém, um estudo recente mostrou que aves de cores vivas têm maior probabilidade de extinção do que as de cores mais foscas (Doherty *et al*. 2003). Os micos leões do sul do Brasil, com suas cores vivas e contrastantes, estão em perigo, enquanto que os sagüis comuns com cores mais fracas prosperam mesmo habitando a mesma área dos micos-leões. As cores vivas dos micos-leões seriam parcialmente responsáveis pelo declínio dessa espécie?

Sinais Químicos

Os seres humanos geralmente não percebem muitos odores e não imaginam os sinais químicos como importantes nossa comunicação. No entanto, sabemos que os odores afetam o comportamento de outras espécies. Há sinais químicos que indicam a espécie, o sexo, o estágio reprodutivo, e também marcam territórios, sinalizam alarme e marcam trilhas para fontes de alimento (Epple 1985). Estamos começando a aprender que os sinais químicos influenciam também o comportamento humano. Os homens preferem odores de camisetas usadas por mulheres no dia em que ovularam do que odor de camisetas usadas em outras fases do ciclo menstrual (Singh & Bronstad 2001). Mulheres que são amigas próximas ou que vivem juntas freqüentemente sincronizam os períodos menstruais (McClintock 1971). Odores obtidos das axilas de uma mulher num determinado estágio de seu ciclo menstrual e cheirado por outra mulher, que esteja numa outra fase do ciclo, acelerará ou retardará a menstruação da mulher receptora do cheiro (Stern & McClintock 1998).

Os sinais químicos podem ser liberados de células de cheiro altamente especializadas, como as glândulas nas axilas, na região inferior do abdome e acima da região púbica, na área anogenital, ou ao redor da boca, mas podem ser originados

também de sub-produtos digestórios, como urina, fezes e suor. Muitos mamíferos, incluindo sagüis, micos e possivelmente os humanos, têm uma parte especializada no cérebro, chamada órgão vomeronasal, separada do sistema olfatório regular. Esse órgão recebe uma conexão do teto da boca. Freqüentemente os animais lambem as marcas de cheiro de outros animais, ou inalam profundamente pela boca para transferir o cheiro para o órgão vomeronasal.

Conhecemos muito pouco sobre como as substâncias são separadas e processadas no cérebro. Em alguns insetos, há uma única substância que age como atrativo sexual. É fácil supor que cada espécie de inseto tenha um receptor cerebral especial para o odor típico de sua espécie. No entanto, nos vertebrados os sinais químicos geralmente possuem um grande número de componentes. Um estudo do "saddleback tamarin" (*Saguinus fuscicollis*) do oeste da Amazônia detectou mais de 200 componentes químicos na marca de cheiro e outros Calitriquídeos também têm assinaturas químicas complexas (Epple *et al*. 1993). É inclusive difícil supor como se pode determinar qual substância (ou combinação de substâncias) é a mais importante.

O tamanho molecular de um sinal químico pode afetar sua dispersão. Um composto de baixo peso molecular é mais volátil e será disperso pelo ar a maiores distâncias do que um composto de maior peso molecular. Uma vantagem de se produzir uma mistura de químicos seria que algumas substâncias se difundiriam e atrairiam a atenção de um animal receptor que estivesse mais longe, atraindo-o ao local da marca de cheiro onde um composto mais pesado pode ter um efeito mais específico.

Como podemos conhecer a função de um sinal químico que nós mesmos não conseguimos detectar? Algumas observações comportamentais sugerem o uso de sinais químicos. Algumas espécies apresentam posturas e ações que muito claramente indicam a deposição das marcas, como, por exemplo, o esfregar a área anogenital numa superfície. Outras vezes, observamos comportamento que indica que outros indivíduos estão respondendo a odores. Em muitos ungulados, os machos cheiram de forma exagerada a urina das fêmeas, "snorting" à medida que captam ar e levantam a cabeça (uma ação chamada "Flehmen", a qual transfere substâncias ao órgão vomeronasal). Nesse caso, os sinais químicos são realmente hormônios reprodutivos que as fêmeas excretam na urina (Asa *et al*. 1979).

Podemos também usar métodos experimentais para inferir a participação ativa de um sinal químico. Apresentamos duas substâncias a um animal e examinamos como ele responde a cada uma delas. Por exemplo, pode-se colocar um camundongo em uma

caixa que contenha duas entradas de ar. Uma dessas entradas vem de um local com um camundongo calmo e a outra de um camundongo que acabou de receber uma injeção de salina. O camundongo receptor dos odores ficará mais tempo em frente à entrada de ar que vem do camundongo calmo (Rottman & Snowdon 1972). Num tipo diferente de teste, "cotton-top tamarins" (*Saguinus oedipus*, nativos da Colômbia) receberam odores de uma fêmea doadora. Nos dias em que essa fêmea ovulou, o macho exposto ao cheiro teve ereção e aumentou a taxa de acasalamento com sua parceira em relação aos dias em que estava exposto ao cheiro da fêmea quando esta não estava ovulando (Ziegler *et al*. 1993). Os sagüis comuns têm preferência por odores de fêmeas que estão ovulando em relação aos de fêmeas fora da ovulação (Smith & Abbott 1998). Por meio de métodos não invasivos de ressonância magnética funcional, sabemos que apenas o odor de uma fêmea ovulando pode aumentar a atividade em regiões do cérebro associadas à atenção sexual e à cópula (Ferris *et al*. 2001, 2004).

Os sinais químicos diferem dos outros sinais por terem um tempo de permanência muito longo. Em alguns casos, um sinal pode ser detectado por um coespecífico até vários dias, ou mesmo semanas, após ter sido liberado. Isso significa que um animal pode deixar um sinal e se afastar da área antes que um predador detecte esse sinal. Além disso, o alto grau de complexidade dos sinais químicos e o fato de que não somos aptos a detectar muitos desses sinais dos outros animais fornece outra proteção contra a predação. Os sinais químicos provavelmente fornecem mais proteção contra a predação do que qualquer outro tipo de sinal.

No entanto, os sinais químicos possuem algumas desvantagens. Embora possam atingir longas distâncias, o emissor não pode controlar a direção que o sinal percorre. A direção e a velocidade do meio (vento ou água) determinam a direção e a distância do percurso. Além disso, pelo fato dos sinais químicos durarem mais tempo, é difícil produzir mudanças rápidas que acompanhem as mudanças sociais a cada momento. Assim, os sinais químicos são mais úteis na comunicação de longo prazo (a delimitação de um território, identificação de uma espécie, do estado reprodutivo) ou de eventos de curto prazo que não requeiram comunicação súbita, como um alarme.

Sinais Tácteis

O tato pode ser usado na comunicação. Há duas formas de sinais tácteis: aqueles que decorrem do contato direto de um indivíduo com o outro e aqueles resultantes das

vibrações induzidas por um indivíduo e que são percebidas à distância por outro indivíduo.

Conhecemos muito bem vários tipos de toques – golpes e tapas indicam raiva ou frustração; carícias e catação indicam afiliação ou prazer. Em muitos animais a forma mais simples de sinal táctil é o encostar-se no outro indivíduo. Um sinal mais complexo é a catação. Muitos animais fazem catação uns nos outros (ou em aves "preen" os pais de cada um). A catação pode funcionar para remover parasitas do couro ou da pele, mas tem também uma importante função social (Keverne *et al*. 1989). A catação pode estimular liberação de endorfinas (opiáceos naturais) naquele que recebe esse comportamento e pode também liberar o hormônio ocitocina, conhecido como um hormônio de recompensa social envolvido na formação dos pares.

Em muitas espécies a catação é assimétrica, ou seja, numa díade o animal A faz catação em B mais do que B faz em A. Por muito tempo se pensou que o animal que mais realizava catação era subordinado ao que a recebia, mas estudos sobre os macacos do novo mundo estão mudando essa idéia. Em macacos prego, os mais dominantes fazem catação mais freqüentemente nos subordinados. Nos sagüis comuns, a fêmea reprodutiva dominante faz catação nas fêmeas subordinadas mais do que recebem catação delas (Lazaro-Perea *et al*. 2004). Nesta espécie que apresenta cuidado cooperativo, os ajudantes são essenciais para se cuidar de forma bem sucedida dos filhotes, de maneira que é importante investir no agrado aos ajudantes e mantê-los no grupo. Tanto nos sagüis comuns quanto nos "cotton-top tamarins", a maioria da catação é feita entre os pares de acasalamento e, em cada grupo estudado até agora, o macho reprodutivo faz muito mais catação na fêmea que nele (Lazaro-Perea *et al*. 2004, C. T. Snowdon, não publicado). Como os machos são muito envolvidos com o cuidado dos filhotes, é importante que tenham bastante certeza da paternidade. Fazendo catação em suas parceiras, os machos podem estar recompensando-as por não se acasalarem com outros machos.

As vibrações constituem o outro tipo de sinais tácteis. Aranhas que constroem teias reagem agressivamente a qualquer movimento na teia e podem até atacar e comer um parceiro sexual potencial. Portanto, os machos vibram a teia de uma forma diferente da vibração produzida pelas presas capturadas na teia e geralmente conseguem se acasalar com a fêmea antes de serem comidos (Jackson & Wilcox 1990). Os ratos cangurus nos desertos do sudoeste dos Estados Unidos têm patas relativamente grandes e batem essas patas no solo com um padrão específico que delimita o território e

informa sua identidade individual (Randall 1989). As rãs "*coqui*" de Porto Rico têm padrões especiais de batidas com os pés que atraem fêmeas (Narins 1990). Os sons de baixa freqüência usados na comunicação entre elefantes também podem percorrer o chão e ser percebidos como vibrações sob os pés. Assim, alguns sinais podem ser tanto acústicos quanto tácteis, dependendo dos receptores usados na detecção (O'Connell-Rodwell *et al*. 2000).

O exemplo de comunicação táctil mais conhecido é a dança do requebrado das abelhas de mel. Uma abelha que tenha encontrado uma fonte de alimento retorna para a colméia e dança com uma taxa de requebrados inversamente proporcional à distância da fonte de alimento. A orientação vertical do corpo da abelha na colméia fornece pistas sobre a direção da fonte de alimento em relação ao sol. No entanto, como o interior da colméia é escuro, as abelhas podem responder a essas pistas somente por meio de sinais tácteis (von Frisch 1967).

Nós ainda temos muito a aprender sobre a complexidade e significado dos sinais tácteis. Agora que sabemos que várias formas de toques têm efeitos recompensadores positivos sobre o animal receptor, o entendimento do papel dos sinais tácteis na formação e manutenção das relações sociais necessita muito mais estudos.

Sinais Elétricos

Sinais elétricos são provavelmente os mais difíceis para os humanos imaginarem, uma vez que estão muito distantes das formas pelas quais nos comunicamos. No entanto, várias espécies de peixes, especialmente aqueles que vivem em rios de águas barrentas no Amazonas e na África, onde a visibilidade é muito baixa, usam sinais elétricos. Possuem ao longo do corpo várias células musculares especializadas que são ligadas entre si num sistema em série, o que amplifica os potenciais neuromusculares e gera uma corrente elétrica fraca que se difunde em velocidades entre 70.000 e 1.500.000 m s^{-1}, dependendo da capacidade de condutância da água. Células especializadas na linha lateral dos peixes servem como receptores dos sinais elétricos (Hopkins 1974).

Curtos pulsos elétricos são produzidos e podem ser descritos em termos da forma do campo elétrico ao redor do corpo do animal, da forma da onda do pulso, da taxa de descarga, de padrões temporais e de mudança na taxa de descarga e parada do sinal. Cada espécie estudada até aqui tem uma única forma de onda, de maneira que o potencial é usado na comunicação intraspecífica. Sinais tônicos são produzidos mais ou

menos continuamente e podem ser usados na navegação (muito parecido com a ecolocação dos morcegos e golfinhos). Sinais de fase são relativamente pouco freqüentes e com longas paradas entre eles, provavelmente servindo como sinais de comunicação (Hopkins 1974).

Os pesquisadores têm estudado os sinais elétricos colocando eletrodos nos tanques e observando o comportamento entre os indivíduos ou registrando esses sinais em um tanque e transmitindo-os para um peixe em outro tanque. Numa espécie, os machos têm taxas de descarga mais baixas que as fêmeas, mas quando o macho de aproxima de uma fêmea a taxa de descarga aumenta e também aumenta a taxa de paradas de emissão. Um animal agressivo emite muitas interrupções breves do sinal com uma taxa e duração da interrupção fornecendo informação, e os animais submissos param de produzir sinais por vários segundos após um encontro (Hopkins 1974).

Poucos predadores possuem adaptações que detectam os sinais elétricos, de forma que esse tipo de sinal pode proteger contra predação. Os pulsos elétricos são geralmente de baixa voltagem e a distância que o pulso alcança depende da condutibilidade da água. Do que sabemos, o uso de sinais elétricos é relativamente limitado a comunicações a curtas distâncias.

Cada uma das cinco modalidades de sinais apresenta vantagens e desvantagens. Nenhum sistema de uma única modalidade é ótimo para todas as funções e nem para todos os habitats. Na tabela 1 resumo para cada modalidade de sinais os principais aspectos em relação à localização, superação de ruídos, transmissão de longa distância, fuga de predadores, tempo de permanência e potencial para complexidade.

Funções da Comunicação

Por que os animais se comunicam? Behavioristas têm debatido consideravelmente as funções da comunicação, que podem ser sumarizados em três pontos: 1) transferência de informação; 2) manipulação de outros indivíduos; e 3) controle e avaliação. A visão mais antiga sobre a comunicação é a de transmissão de informação (Hailman 1977, Smith 1977). De acordo com essa visão, é adaptativo para os indivíduos que vivem em grupos sociais trocar informações acuradas entre si, sobre quem eles são e sobre o que provavelmente farão em seguida. Assim, uma ave macho que cante comunica sua espécie, sexo e nível de agressão aos outros machos e também informa para as fêmeas seu interesse em acasalar-se. De acordo com este modelo, cada um no grupo se beneficia da vida em grupo social pela troca de informação honesta.

No entanto, a seleção natural atual sobre os indivíduos e a teoria prediz que a competição está sempre presente, mesmo dentro do que se considera um grupo social coeso. Se considerarmos o indivíduo sozinho, então devemos questionar o valor de se fornecer informação honesta o tempo todo. Se um pássaro quer defender com sucesso seu território e quer atrair fêmeas para acasalamento, será melhor aparentar-se maior, mais seguro e assertivo do que realmente é. Nesse caso, mais do que dar sinais honestos que podem revelar ansiedade, fraqueza, vigor abaixo do desejável, o macho pode cantar mais alto, ou parecer-se maior afofando suas penas e, assim, ficar mais vistoso. Com isso, ele usa sinais para manipular seus rivais e suas parceiras para que tenham uma visão menos realista dele (Dawkins & Krebs 1978).

As fêmeas podem também se beneficiar do fato de serem enganadas. Em várias espécies de primatas onde os machos são muito maiores que as fêmeas, estas têm um longo período de receptividade sexual precedendo o momento exato da fertilização. Durante esse tempo, elas se acasalam com muitos machos. Fêmeas de babuínos e chimpanzés têm inchaços genitais aumentados que parecem atrair o interesse do macho para a cópula (Snowdon 2004). No entanto, desde que esses inchaços e cópulas perdurem por um período muito maior do que aquele no qual uma fêmea está fértil, o inchaço não é realmente um sinal honesto de reprodução. No lado oposto, em espécies que formam casais, as fêmeas freqüentemente não dão informação sobre quando ovulam. Por muito tempo pensou-se que as fêmeas escondiam a ovulação como uma estratégia para manipular seus parceiros. Se os machos nunca sabem quando a fêmea está ovulando, eles devem ficar perto dela e copulá-la várias vezes ao longo do ciclo (Burley 1979). Essa incerteza sobre a ovulação mantém os machos por perto e subseqüentemente ajuda no cuidado dos filhotes. Como vimos anteriormente, em mulheres e em sagüis e micos da América do Sul as pistas de odor alteram o ciclo menstrual e fornecem informação honesta sobre o estado reprodutivo.

Uma dificuldade em se conceber a comunicação apenas como elemento de manipulação é que freqüentemente ignoramos a possibilidade de que nos animais podem surgir contra-estratégias que os protejam. Assim, se um pássaro canoro macho engana sobre sua robusteza e vigor, outros machos o desafiariam freqüentemente para saber se ele é forte. Se as fêmeas enganam os machos sobre quando ovulam, então seria adaptativo para os machos terem desenvolvidas características perceptuais para detectar mais precisamente o momento da ovulação. Babuínos machos podem observar o

tamanho relativo dos inchaços vaginais e predizer com relativa acurácia o momento da ovulação (Snowdon 2004).

Em Cayo Santiago em Porto Rico, os macacos resos geralmente emitem chamadas quando descobrem alimento (Hauser & Marler 1993). À primeira vista, isso parece um comportamento não usual. Ao encontrar alimento, provavelmente um indivíduo se beneficie mais se permanecer quieto até que tenha comido o quanto necessita. No entanto, se um macaco reso encontra alimento e não chama os demais, mas é então descoberto com alimento, é agredido pelos outros. Ou seja, um macaco que não emite esse chamado é punido pelos outros de seu grupo (Hauser & Marler 1993). Devido aos animais receptores se beneficiarem de sistemas de punição e de formas de detectar enganadores, um modelo de comunicação de pura manipulação nunca será estável por muito tempo.

O modelo de manejo-avaliação soluciona os problemas dos dois primeiros modelos (Owings & Morton 1998). Segundo este terceiro modelo, os animais se beneficiam por avaliarem continuamente o estado dos que estão à volta e podem fazer isso de várias maneiras, emitindo aproximações agressivas ou sexuais, mas não realmente se engajando em brigas diretas ou acasalamentos, a menos que o outro animal responda de acordo com seu comportamento emitido. Além disso, os animais usam a comunicação não pela vantagem da honestidade ou manipulação, mas para controlar o comportamento dos demais, o que beneficia o comunicador. Desde que todos os animais estejam procurando manipular os comportamentos uns dos outros, a comunicação se torna um processo altamente interativo e dinâmico que ultrapassa o simples modelo de emissor-sinal-receptor comentado anteriormente. Além disso, a avaliação contínua sobre os outros torna extremamente difícil enganar os outros. Um indivíduo pode fingir ser maior e mais forte por um curto espaço de tempo, mas a menos que realmente o seja, é difícil manter sinais falsos num meio com avaliações repetidas. Um estudo recente sobre babuínos mostrou que a dominância em machos estava correlacionada com a estrutura de latidos. Os machos dominantes produziram chamadas que eram mais longas e de maior freqüência (presumivelmente é energeticamente mais custoso manter chamadas de alta freqüência). Quando os machos perdem o status de dominante, seus “barks” se tornam mais curtos e de menor freqüência (Fischer *et al*. 2004).

Deixe-me ilustrar com alguns exemplos que ocorrem no Brasil. Sagüis comuns vivendo na floresta Nisia, próxima à cidade de Natal, RN, na periferia dos territórios se

engajam em encontros com um outro grupo cerca de uma vez ao dia. Superficialmente, parecem ser encontros territoriais com alto nível de agressão. Os animais de cada grupo cheiram marcas e emitem vocalizações complexas uns para os outros e freqüentemente perseguem animais do outro grupo. No entanto, no meio desses encontros agressivos o macho de um grupo e uma fêmea do outro podem fugir da área de brigas para uma rápida cópula. Logo eles retornam para novamente atuarem agressivamente (Lazaro-Perea 2001). Em alguns desses grupos a fêmea reprodutiva morreu e o grupo se desfez em alguns meses. Então, as fêmeas irmãs formaram um novo grupo junto com alguns dos machos de outros grupos que haviam encontrado nas disputas territoriais. Os machos (pais e filhos) formaram um novo grupo com as fêmeas de outro grupo, com as quais tinham se encontrado anteriormente (Lazaro-Perea *et al*. 2000). Os sinais usados nos encontros territoriais comunicaram agressividade, mas os encontros não serviram apenas para proteger o grupo e seu território; eles também permitiram uma avaliação dos indivíduos dos grupos adjacentes.

Nos micoleãozinhos do oeste da Amazônia, os filhotes emitem longas seqüências de chamadas semelhantes ao balbucio de crianças humanas (veja item "Desenvolvimento" mais à frente). Nos primeiros meses de vida esse balbucio parece espontâneo (Elowson *et al*. 1998), mas pode-se também ouvir balbucios em jovens e adultos (Snowdon & Elowson 2001). Por que esses animais mais velhos usam esse chamado de filhote? Neles o balbucio é usado pelos subordinados em resposta a agressões e também como forma para obter acesso a recursos. Um jovem ou sub-adulto pode obter acesso a alimento ou água se emitir balbucio. Dados similares têm sido descritos em aves monomórficas, onde os machos territoriais são agressivos em relação a qualquer animal que invada seu território. As fêmeas não se aparentam diferentes dos machos rivais, mas freqüentemente produzem chamadas de ajuda igual à dos filhotes, o que inibe a agressão do macho. Isso faz com que o macho responda à fêmea como uma parceira reprodutiva e não como uma rival. As fêmeas dos micoleõeszinhos e das aves não estão comunicando "honestamente", mas com o chamado dos filhotes manipulam o comportamento dos outros membros do grupo.

O Que Os Animais Comunicam?

Para entender o que os animais comunicam, é necessário ser um detetive sagaz. São necessários tanto observações no ambiente natural quanto experimentos controlados (vide integração dos métodos no capítulo 3). Um cientista que estuda a

comunicação em uma espécie animal é como um antropólogo que visita uma sociedade humana isolada. Inicialmente, precisa observar cuidadosamente, descrever e registrar (se possível) o comportamento que precede e o que se segue à produção de um sinal. É importante evitar elaboração de conclusões prematuras sobre a função ou o uso de um sinal. Ou seja, ao invés de achar que certo chamado representa um estado agressivo, um chamado para alimento ou um chamado de alarme, é melhor descrever cuidadosamente os contextos em que ele ocorre, que indivíduos tipicamente emitem esse tipo de chamado e que resposta é dada de forma característica pelos demais animais após receberem o chamado. Se estabelecermos prematuramente uma função para um chamado, podemos ficar bloqueados para elaborarmos interpretações alternativas. No Sri Lanka, macacos Toque emitem chamados quando descobrem frutos maduros concentrados em uma ou duas árvores, o que foi inicialmente identificado como "chamado de alimento" (Dittus 1984). No entanto, esses macacos também emitiam esse mesmo chamado nos dias ensolarados, após a estação chuvosa e também para as primeiras nuvens que marcam o final da estação de seca. Seria esse um chamado para o alimento ou um chamado que indica uma mudança positiva no ambiente?

Antropólogos culturais eventualmente aprendem a linguagem dos povos que estudam e, dessa forma, podem fazer as perguntas necessárias para confirmar as hipóteses que têm acerca do significado das palavras ou dos comportamentos que observam. Não podemos fazer perguntas diretamente aos animais, mas podemos planejar experimentos com animais cativos ou silvestres para testar hipóteses (vide capítulos 2 e 3). É possível testar se um pássaro reconhece seus visinhos ao apresentarmos, com alto-falantes escondidos, o som de uma gravação do canto de seus visinhos e de pássaros estranhos e, em seguida, observarmos a reação do animal testado. Os machos, de um modo geral, ignoram o canto dos seus vizinhos (se o alto-falante estiver no território do visinho), mas reagem agressivamente ao canto de um estranho reproduzido nesse mesmo local. É interessante notar que eles também reagem agressivamente quando o canto do seu vizinho é reproduzido em território oposto ao do vizinho ou quando o alto-falante está localizado dentro do território da ave que está sendo testada. Com isso, vemos que o reconhecimento do vizinho é baseado não apenas na estrutura do seu canto, mas também no local de origem do canto.

Há uma espécie de aranha que tem dois tipos de machos, os quais cortejam as fêmeas de maneira muito diferente um do outro. Um tipo utiliza posturas bastante expansivas e o outro usa movimentos mais limitados e delicados. A partir de um

sistema bastante interessante com monitores de televisão em miniatura, apresentou-se às fêmeas imagens desses comportamentos de cada tipo de macho. Inicialmente, as fêmeas se aproximavam do monitor com maior freqüência quando eram apresentados os machos com movimentos mais exagerados, os quais normalmente iniciam a corte a partir de uma distância duas vezes maior do que aquela usada pelo tipo de macho que exibe movimentos mais delicados. Quando a distância das imagens de vídeo foi ajustada para a que ocorre na condição natural de corte e relacionada a cada tipo de macho, as fêmeas não mostraram preferência por um dos machos. Os pesquisadores puderam assim demonstrar que o tamanho da imagem do macho cortejador no olho da fêmea era idêntico para ambos os tipos de machos. A partir da perspectiva da fêmea, os sinais de corte dos machos eram iguais. A incapacidade das fêmeas em discriminar entre os dois tipos de machos explica como esses tipos podem ser mantidos na população. Através da combinação entre a observação comportamental cuidadosa e experimentos como esse, é possível decodificar como os animais se comunicam (Stoddard 1996).

A tabela 2 apresenta uma lista de diferentes informações que os animais podem ser comunicadas pelos animais (Smith 1977). A primeira seção apresenta os tipos de mensagens comportamentais que têm sido observadas. Não é todo tipo de mensagem que é observado em todas as espécies e essa lista apresenta uma compilação a partir de várias espécies. A segunda seção indica que os sinais podem ser modificados para indicar sua intensidade relativa ou probabilidade de ação. Um animal pode apresentar uma gama de sinais que indicam níveis de agressividade, de pouca a moderada e de moderada a elevada, ou pode usar sinais mais rápidos para indicar intensidade. A última seção apresenta várias pistas de identificação que podem estar incorporadas nos sinais. Nem todas as pistas irão aparecer em cada tipo de sinal. Um chamado de alarme pode ser bastante similar entre várias espécies de pássaros e mamíferos, fornecendo assim pouca ou nenhuma informação sobre a espécie. Porém, um sinal usado na corte deve ser espécie-específico, assim os como chamados afiliativos entre pais e filhos ou aqueles entre parceiros devem fornecer dicas sobre a identificação individual. Tendo como base as 19 categorias comportamentais de sinais e os seus identificadores, fica bastante ampla a complexidade potencial sobre o que os animais podem comunicar. A seguir, examinaremos alguns sinais complexos.

Quantos sinais estão envolvidos numa comunicação?

Alguns cientistas têm argumentado que devido ao pequeno tamanho do cérebro, os animais poderão emitir e interpretar um número limitado de sinais (Moynihan 1970). Em interações sociais ou comportamentais complexas, o contexto no qual o sinal ocorre pode ser usado para se "compreender" o que o emissor está expressando. Vários estudos, muitos deles com primatas, têm mostrado que os animais podem apresentar muito mais sinais do que imaginamos. O exemplo mais antigo é da década de 70, quando um estudo cuidadoso com macacos japoneses (*Macaca fuscata*) verificou que um chamado, conhecido como "*coo*", na verdade tinha sete variações (Green 1975). Os "*coos*" diferiam quanto à parte do chamado na qual ocorria o pico de freqüência, à rapidez com que ocorria a mudança de freqüência, à freqüência do chamado e se apareciam duas bandas de freqüência. Essas variações não ocorriam ao acaso e eram extremamente correlacionadas com o contexto comportamental: uma forma era usada pelos dominantes dirigida aos subordinados; uma variação dela era emitida pelos subordinados aos dominantes; uma outra, pelos infantes para a mãe, e assim por diante. Isso significa que variações sutis na estrutura da vocalização transmitem diferentes significados para os macacos. Ao invés de apenas um "*coo*", há então sete, demonstrando que o repertório comportamental é maior do que o esperado.

Subseqüentemente, foi visto que os "cotton-top tamarins" da Colômbia e os micoleõezinhos da região oeste da Amazônia apresentam vocalizações com variações. Nos "cotton-top tamarins" há oito variações de um gorjeio, onde eles variam em duração, freqüência mais alta, localização do pico de freqüência e quantidade de mudanças de freqüência. Cada gorjeio é usado num contexto diferente – um para cercar um predador, outro para comunicar alarme, um terceiro quando o animal descobre alimento, um quarto quando o animal está comendo seu alimento preferido, um quinto quando os macacos ouvem vocalizações de um estranho, e um sexto para comunicação entre os membros do próprio grupo. O que percebemos inicialmente como uma chamada tinha oito diferentes formas e funções (Cleveland & Snowdon 1981). Experimentos sobre percepção em macacos e micos mostram que esses animais descriminam e reagem diferentemente a cada uma dessas variações (Zoloth *et al*. 1979, Bauers & Snowdon 1990).

Uma outra forma de complexidade é o uso de diferentes seqüências nas vocalizações. A pequena ave americana, o "chickadee" *Poecilla atricapillus*, produz seqüências de canto de quatro tipos de notas: A – D ou B – C – D. A seqüência das

notas está sempre na mesma ordem (Hailman *et al*., 1985). Vários primatas sul americanos também têm seqüências simples de chamadas. Os micoleõezinhos têm diferentes chamadas de alimento, mas quando os sagüis que não se acasalaram encontram alimento, eles incluem uma chamada longa (uma chamada tanto longa na duração quanto alcança longa distância) à frente da chamada de alimento, como se a um possível parceiro sexual o alimento encontrado (Addington 1998). Após os "cotton-top tamarins" serem alarmados, o primeiro animal a se mover emite tanto uma chamada de contato quanto uma de alarme, na seqüência, como se comunicasse sua ansiedade sobre se o predador ainda está ou não nas proximidades (Cleveland & Snowdon 1981). Macacos Titi usam seqüências previsíveis de chamadas nas vocalizações emitidas no início a manhã entre parceiros nas margens do território (Robinson 1979) e os macacos capuchin e muriquis também usam seqüências complexas de chamadas. Da forma como nós combinamos palavras em seqüências para expressarmos diferentes idéias, os macacos do Novo Mundo exibem sintaxes simples de sinais sonoros.

Estrutura e Significado

Os sinais são completamente arbitrários ou suas estruturas indicam algo sobre sua função? Em várias espécies de aves e mamíferos, os sons usados para comunicar ameaça são estridentes, ruidosos e rosnados de baixa freqüência. Ao contrário, vocalizações afiliativas e de subordinação são geralmente tons puros de baixa freqüência (sem muito ruído) (Owings & Morton 1998). Isso faz sentido uma vez que um animal agressivo se beneficia em mostrar-se maior do que realmente é. Um animal que ameaça também eriça suas penas, ou seus pêlos (piloereção), parecendo maior. Os sons de alta freqüência de um animal subordinado indicam tamanho corporal pequeno (como nos casos descritos anteriormente em que aves e macacos emitem chamadas de filhotes quando ameaçados), e os animais submissos baixam suas penas ou pêlos parecendo-se menores.

Um outro conjunto de correlações entre estrutura e significado foi descoberto independentemente na forma como os humanos se comunicam com seus animais (McConnell 1991) e como os pais se comunicam com os filhos. Em muitos idiomas e culturas, sons de aprovação têm um padrão comum de uma freqüência baixa no início, aumentado a freqüência e depois caindo novamente. Sons para um criança ou um cão são tipicamente de baixa freqüência, abrupto, com duas ou três notas. Sons de conforto que acalmam um organismo iniciam com alta intensidade e diminuem em freqüência.

Sons para alerta ou alerta possuem dois ou três sons ou "clicks" que cobrem uma ampla faixa de freqüência. É notável que os mesmos sons sejam similares entre culturas e também sejam igualmente efetivos em crianças, cães e cavalos. Em um estudo, cães foram criados sem contato com voz humana e, então, metade desses indivíduos foi treinada a se aproximar de uma pessoa quando sons de aproximação controlados por computador foram acionados e a outra metade treinada a se aproximar frente a sons de proibição. Metade dos animais foi também treinada a "esperar" através de sons normais de proibição e a outra metade a sons normais de aproximação. Os cães treinados aos sons normais aprenderam rapidamente, enquanto que os treinados aos tipos opostos de sons tiveram problemas de aprendizagem, sugerindo que, apesar da variação cultural das pessoas, elas têm escolhido tipos similares de sons por causa da efetividade desses sons (McConnell 1990).

Sinais: motivação ou referência?

Cada uma das mensagens comportamentais gerais mostradas na tabela 2 comunica uma motivação interna ou emoção. Os seres humanos podem comunicar-se sobre objetos e eventos em seus ambientes. E os animais... também conseguem fazer isso?

O biólogo Karl Von Frisch ganhou o prêmio Nobel por demonstrar como as abelhas comunicam aos coespecíficos a localização do alimento. Ele mostrou que quando uma operária retorna à colméia ela dança sobre o favo com uma taxa de requebrado do abdome inversamente proporcional à distância do alimento (quanto mais ativa é a dança, mais próximo está o alimento) indicando um estado emocional ou motivacional. No entanto, a orientação da dança na colméia também informa a direção em que está o alimento. Uma dança orientada 30 graus para a direita do topo da colméia indica que o alimento está localizado a 30 graus à direita do sol. Uma dança orientada para o fundo da colméia indica que a localização é exatamente oposta ao sol. Outras abelhas na colméia monitoram tanto a direção quanto a intensidade da dança e rapidamente voam para o local do alimento (Von Frisch 1967).

O exemplo mais impressionante de comunicação sobre objetos é o sistema de chamada de alarme do macaco "vervet" (*Cercopithecus aethiops*). Este pequeno macaco das savanas do leste da África é vulnerável a muitos predadores e possui diferentes chamadas de alarme. Um tipo é emitido em relação a águias, outro a

leopardos e um terceiro a serpentes. Cada um desses sons tem uma estrutura muito diferente, de forma que não são simples variações de uma única chamada de alarme. Usando técnicas de gravação onde os sons de predadores são emitidos na ausência dos predadores, os cientistas observaram que os macacos respondem como se cada chamada trouxesse informação específica sobre o tipo de predador. Assim, após um alarme de águia os macacos olharam para cima e, então, rapidamente desceram das árvores e se esconderam na vegetação. Em resposta ao alarme de leopardo, os macacos que estavam no solo rapidamente subiram nas árvores e observaram atentamente a savana. A resposta específica e apropriada para cada chamada sugere que os macacos percebem as chamadas indicando o predador, da forma como as palavras "águia" ou "leopardo" sugere imagens desses animais em nossas mentes (Cheney & Seyfarth 1990). Algumas outras espécies têm múltiplos alarmes, como os macacos de Diana (*Cercopithecus diana*) e os de Campbell (*Cercopithecus campbelli*), ambos no oeste da África, e os lêmures "ring-tailed" (*Lemur catta*) de Madagascar. Os macacos de Diana têm chamadas específicas para leopardos e águias, e quando um macaco emite esse tipo de alarme, o leopardo não consegue captura-lo e afasta-se à procura de uma outra presa. Ao contrário, os macacos de Diana ficam imóveis e permanecem em silêncio quando ouvem chamadas que indicam presença de chimpanzés. Se os chimpanzés ouvem os macacos, eles se aproximam e os devoram (Zuberbuhler 2003). Claramente, os macacos conseguem reconhecer diferentes predadores e usam diferentes estratégias com cada um.

Muitos animais, de galinhas a chimpanzés, emitem chamados quando descobrem alimento. Se a chamada é específica ao alimento e não de excitação geral (veja seção prévia), então elas podem também se referir a objetos ou eventos externos. Filhotes de algumas espécies de macacos apresentam vários tipos de gritos agudos que usam nas brincadeiras e na agressão, os quais informam sobre a seriedade do conflito e o grau hierárquico relativo do oponente. As mães discriminam entre esses tipos de gritos e intervêm ou não dependendo da possibilidade de risco ao seu filhote (Gouzoules *et al*. 1984). Esses e dados similares indicam que estamos apenas no início para o entendimento da complexidade e sofisticação daquilo que os animais podem comunicar.

Desenvolvimento

Como um animal jovem adquire as habilidades de comunicação que necessita para seu desenvolvimento no grupo? Eles nascem com uma habilidade inata para se comunicarem ou devem aprender à medida que se desenvolvem? A maioria de nossas evidências sobre o desenvolvimento vem de estudos de pássaros canoros de espécies da América do Norte. Baseados nesses estudos, um jovem pássaro não nasce com a habilidade de cantar o canto natural de sua espécie, mas deve ser exposto ao canto de um adulto num certo "período sensível" durante o desenvolvimento (Marler & Peters 1982). Isso significa que um pássaro deve ouvir o canto de um adulto macho entre o 2º e o 4º mês após o nascimento. Ele se lembra desse canto e, na primavera seguinte, começa a vocalização, inicialmente com notas muito barulhentas e incompletas, que são chamadas de "sub-canto", indo para uma fase progressiva de notas e estrutura iguais às dos adultos, ou "canto plástico", finalmente atingindo a estrutura de canto dos adultos ("canto cristalizado"). Se um pássaro é criado em isolamento e ouve gravações de canto somente antes do 1º mês ou após o 4º mês, ele não cantará no ano seguinte. No entanto, alguns estudos mostram que o período de aprendizagem pode ser estendido se o pássaro vive num ambiente social onde interage com outros pássaros. Se a companhia é de outra espécie, o pássaro jovem pode até aprender o canto dessa outra espécie (Baptista & Gaunt 1997). As fase de "sub-canto" e "canto plástico" são necessárias para um pássaro praticar o canto do adulto. Se o pássaro tem os ouvidos tampados no início da vida e não pode ouvir um canto de modelo, ele não cantará bem. Se ouve esse modelo de canto, mas é impedido de ouvi-lo antes do estágio de "sub-canto", ele não cantará bem (Nordeen & Nordeen 1992).

Na maioria das espécies norte americanas que têm sido estudadas até aqui, os machos emitem a maioria ou todos os cantos. A canção é freqüentemente relacionada aos níveis de testosterona, os quais estão aumentados no início da estação de acasalamento em cada primavera. Um macho castrado não pode cantar. E as fêmeas, elas aprendem a cantar? Pouquíssimos estudos têm sido feitos sobre as fêmeas de pássaros, mas elas também necessitam ouvir logo cedo o canto do macho a fim de reconhecer mais tarde os cantos espécie-específicos. Uma fêmea pode cantar se for injetada com testosterona.

No entanto, na região tropical o acasalamento ocorre ao longo de todo o ano e duetos entre machos e fêmeas são muito mais comuns do que na região temperada (Farabaugh 1982). Em contraste aos pássaros norte americanos, os pássaros

neotropicais não têm flutuações hormonais ao longo do ano e os níveis de testosterona são muito mais baixos (Brenowitz *et al*., 1985). O que controla o canto nesses pássaros neotropicais se os níveis hormonais são baixos e ambos os sexos cantam? Eles precisam ouvir o canto no início da vida e praticar mais tarde? Não sabemos. Precisamos de muito mais pesquisas sobre o canto de pássaros dos trópicos.

Literalmente, milhares de publicações científicas têm enfocado o desenvolvimento da canção em pássaros e os mecanismos cerebrais envolvidos, principalmente em pássaros criados em isolamento social para se ter um bom controle experimental. Muito menos tem sido feito para se saber como os pássaros aprendem a usar o canto num ambiente social. A maioria das evidências vem de uma espécie norte americana, o "cowbird" *Molothrus sp*, que põe ovos no ninho de outras espécies. Seus filhotes crescem com os pais e siblings de uma outra espécie, de forma que não podem aprender o primeiro canto que ouvem no ninho. Machos e fêmeas jovens de "cowbirds" se reúnem em grupos com adultos dessa espécie nas proximidades, e o canto é aprendido nesses grupos. Os machos praticam uma série de cantos e parecem aprender uns com os outros. No entanto, as fêmeas recompensam os machos com movimento de batida de asas, tão súbitos que nós só podemos percebê-los com uma câmara fotográfica de alta velocidade. Os machos não têm apenas que aprender a cantar, mas precisam aprender também outras habilidades sociais. Um "cowbird" jovem que foi limitado de interações sociais, conforme cresce, canta "melhor" do que um coespecífico em desenvolvimento normal. No entanto, esse "melhor" canto tem conseqüências negativas porque os pássaros mais velhos e mais dominantes atacam os jovens que cantam bem. Uma habilidade social que tem que ser aprendida é não mostrar-se na frente de machos mais dominantes! Jovens "cowbirds" criados com outras espécies, canários e "starling", cantam bem, mas direcionam o canto mais para a outra espécie do que para sua própria espécie. Um "cowbird" tem que aprender COMO cantar, mas também QUANDO cantar e PARA QUEM cantar (West et al. 1997).

Os pássaros têm muito mais vocalizações do que cantos e podem se ajustar para emitirem chamadas de acordo com o contexto social. Esse ajuste ocorre ao longo da vida e não somente no início do desenvolvimento. "Starlings" europeus (Hausberger 1997), "chickadees" (Nowicki 1989), "goldfinches" (Mundinger 1970) norte americanos, "parrots" tropicais e "budgerigars" (Brown & Farabaugh 1997) são espécies que mudam algumas de suas chamadas quando se juntam a um novo grupo social, convergindo para um tipo de canto comum. No "goldfinch" americano, os

machos e as fêmeas têm repertórios de notas de chamadas separados, mas quando se acasalam cada um adquire um pouco das chamadas de seu parceiro e descarta um pouco de suas próprias chamadas, indo das chamadas dele e dela para a chamada deles (Mundinger 1970).

No entanto, ao contrário de todas as evidências sobre aprendizagem em pássaros, os mamíferos parecem mais prováveis de terem um sistema de comunicação inato. Estudos sobre os "squirrel monkeys" (*Saimiri*) do Amazonas mostram que um filhote surdo adquiriu um repertório normal de canto (Winter *et al*. 1973) e que os macacos isolados desde o nascimento emitem as chamadas apropriadas quando expostos a uma serpente ou a outro tipo de ameaça (Herzog & Hopf 1984), parecendo tratar-se de diferenças genéticas. "Squirrel monkeys" no norte e do leste do Amazonas têm uma estrutura diferente para suas chamadas de separação em relação àqueles do sul ou do oeste do Amazonas. Em estudos sobre percepção, os macacos reagiram ao canto de separação somente quando este foi emitido por indivíduos de sua própria população (Snowdon & Hodun 1985) e quando os macacos de diferentes áreas eram intercruzados, eles apresentaram a estrutura de chamada de suas mães, sugerindo uma herança materna (Newman & Symmes 1982).

Todos os mamíferos nascem com a habilidade de comunicar-se sem qualquer necessidade de aprender a produzir os sinais ou de quando usá-los? A evidência mais forte para a aprendizagem está nos golfinhos, os quais aprendem a imitar uma variedade de assobios e outros sons por meio de reforço (McCowan & Reiss 1997). Na natureza, machos de golfinhos formam coalisões para conseguirem acasalar-se com as fêmeas. Cada macho tem uma "assinatura de assobio", mas os machos na coalizão podem produzir suas próprias assinaturas de assobio e também a de seus companheiros. A aprendizagem deve estar envolvida na produção do assobio do companheiro (Tyack & Sayigh 1997).

Morcegos de Trindade vivem em pequenos grupos de fêmeas não relacionadas, mas todas elas dentro do grupo têm uma vocalização de contato comum que difere daquela de indivíduos de outros grupos na mesma caverna. Manipulação experimental, movendo juntos morcegos de diferentes grupos, indicou que as fêmeas nos novos grupos sociais rapidamente desenvolveram uma nova vocalização comum (Boughman 1997, 1998).

Golfinhos e morcegos são mais similares a pássaros do que a outros mamíferos porque podem nadar ou voar por longas distâncias, podendo encontrar outros membros

da espécie, mas que vieram de longe. A maioria dos mamíferos tem mobilidade limitada, de forma que eles interagem principalmente com parentes e membros de grupos familiares. Talvez os sistemas vocais flexíveis sejam mais necessários aos mamíferos móveis do que aos sedentários.

A primeira indicação de que os pássaros podem aprender o canto vem de observações de variação geográfica ou "dialetos" (Marler 19700). Inferimos que os seres humanos devem aprender idioma por causa das muitas línguas que falamos e devido à variação regional dentro da linguagem. São conhecidos apenas três primatas não humanos que têm variação geográfica nas chamadas: o chimpanzé pant-hoot (Mitani *et al*. 1999), as chamadas de contato dos micoleõezinhos (De la Torre, Yepes & Snowdon, in preparation) e as chamadas de alimento dos macacos japoneses (Masataka 1992). Muitas populações de macacos japoneses receberam alimento de pessoas e uma possível explicação sobre as diferentes formas de chamadas de alimento nesses macacos é que os seres humanos tenham sistematicamente reforçado esses animais a produzirem esses sons (Masataka 1992). No caso dos chimpanzés e dos micoleõeszinhos, ainda não sabemos se as diferenças na estrutura das chamadas têm base genética, se representam adaptações ecológicas à variação de ruído em diferentes habitats ou se são alguma forma de cultura. Há extensiva documentação mostrando que os chimpanzés têm variação cultural no uso de ferramentas e métodos de alimentação (Whiten *et al*. 1999) e assim é plausível que suas diferenças vocais sejam também aprendidas.

Há também evidências de que as diferenças de chamada nos micoleõeszinhos sejam aprendidas. Quantificações de barulhos em habitats onde as diferenças nas chamadas dos sagüis têm sido observadas sugerem que as diferenças entre os habitats não explicam completamente as diferenças na estrutura das chamadas (de la Torre 2000). Além disso, quando dois micoleõeszinhos formam um novo casal, eles alteram a estrutura individual de suas chamadas para formar um novo chamado convergente, incorporando partes das chamadas dos dois indivíduos (Elowson & Snowdon 1999), muito semelhante ao caso dos "goldfinches" descrito acima.

Os micoleõeszinhos "balbuciam" muito semelhantemente aos filhos de seres humanos (Elowson et al. 1998). Filhos de sagüis produzem longas seqüências de vocalizações que duram até 2 a 3 min. Essas seqüências incluem cerca de metade dos tipos de chamadas emitidas pelos sagüis adultos e uma chamada é repetida duas ou três vezes antes que uma nova chamada seja dada. A seqüência de chamada não tem relação

com o uso do adulto ou com as mudanças no estado do filhote: uma chamada afiliativa pode ser seguida por uma chamada de alarme, a qual pode ser seguida por uma chamada de ameaça, que pode ser seguida por uma chamada de alimento. Os balbucios parecem mais casuais. Mas os filhotes de macacos que balbuciam mais desenvolvem mais cedo a estrutura de chamada de adulto do que aqueles que são menos vocais (Snowdon & Elowson 2001). Uma função do balbuciar pode ser a prática vocal. Seqüências vocais similares têm sido observadas em filhotes de sagüis comuns no nordeste brasileiro, sugerindo que o balbuciar seja comum em todos os sagüis.

Estudos do desenvolvimento vocal em outras espécies, como macacos "vervet" e "cotton-top tamarins", indicam que os macacos precisam de experiência para aprender como produzir as chamadas e o melhor momento de usá-las. Macacos "vervet" podem produzir chamadas de alarme numa idade muito precoce, mas têm que aprender como usá-las apropriadamente. Um macaco jovem pode dar uma chamada de águia para uma folha caindo ou um pequeno pássaro no céu, ou pode dar uma chamada de serpente para um galho sobre o solo, mas ao longo do tempo ele se torna mais específico e dirige essas chamadas apenas aos predadores. Macacos "vervet" jovens também necessitam entender muito cedo as chamadas de alarme dos adultos para evitarem enganos com predadores. Num outro conjunto de chamadas, os grunhidos, que são mais envolvidos nas relações sociais e entre grupos, o desenvolvimento da estrutura de chamada do adulto caminha mais lentamente, com os jovens macacos "vervet" não apresentando a estrutura dos adultos até a puberdade (Seyfarth & Cheney 1986).

Sinais com diferentes funções devem ter diferentes seqüências de desenvolvimento. Chamadas de alarme de predador e chamadas de separação de filhotes não devem ser aprendidas e nem variam muito. É uma questão de vida ou morte que essas chamadas sejam acuradas quanto ao como são produzidas e entendidas. Mas chamadas que são usadas para se lidar com as relações sociais precisam ser flexíveis e adaptáveis às condições locais. Uma ave, morcego ou macaco que mude a estrutura da chamada quando se acasala ou quando se junta a um novo grupo confirma uma solidariedade com o parceiro ou grupo e informa esse relacionamento aos demais. As relações sociais são dinâmicas, mudando rapidamente. Os animais devem se beneficiar por terem um grande repertório de sinais para responderem dinamicamente. Há muito para um jovem aprender e neste domínio dinâmico social o desenvolvimento de sinais de adultos e o uso adequado deles pode ser mais lento que o aprendizado das chamadas de alarme e de separação. Além disso, o desenvolvimento de habilidades

sociais continua ao longo da vida, de forma que a mudança e a flexibilidade na comunicação podem ser tão importantes para os adultos quanto para os jovens. Os cientistas apenas começaram a entender o desenvolvimento da comunicação, especialmente em aves neotropicais e em mamíferos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Matthew W. Campbell, Stella M. Joyce, Gilson L. Volpato e Maria Emília Yamamoto por valiosas críticas a uma primeira versão deste capítulo. Minha pesquisa é financiada por USPHS Grant MH29775.

REFERÊNCIAS

Addington RL. 1998. *Social Foraging in Captive Pygmy Marmosets (Cebuella pygmaea): effects of food characteristics and social context on feeding competition and vocal behavior*. Tese de Doutoramento, University of Wisconsin, Madison.

Asa CS, Goldfoot DA, Ginther OJ. 1979. Sociosexual behavior and the ovulatory cycle of ponies (*Equus caballus*) observed in harem groups. *Hormones and Behavior* 13: 46-65.

Baptista LF, Gaunt SLL. 1997. Social interaction and vocal development in birds. pp. 23-40. *In*: Snowdon CT, Hausberger M (eds.). *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge: Cambridge University Press.

Bauers KA, Snowdon CT. 1990. Discrimination of chirp vocalizations in the cotton-top tamarin. *American Journal of Primatology* 21: 53-60.

Beeman K. 1998. Digital signal analysis, editing and synthesis. pp. 59-103. *In*: Hopp SL, Owren MJ, Evans CS (eds.). *Animal Acoustic Communication: sound analysis and research method*s. Berlin: Springer Verlag.

Boughman JW. 1997. Greater spear-nosed bats give group distinctive calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 61-70.

Boughman JW. 1998. Vocal learning by greater spear nosed bats. *Proceedings of the Royal Society, London*, Series B 265: 227-33.

Brenowitz EA, Arnold AP, Levin RN. 1985. Neural correlates of female song in tropical duetting birds. *Brain Research* 480: 119-125.

Brown ED, Farabaugh SM. What birds with complex social relationships can tell us about social learning: Vocal sharing in avian groups. pp. 98-127. *In*: Snowdon CT, Hausberger M (eds.). *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge: Cambridge University Press.

Burley N. 1979. The evolution of concealed ovulation. *American Naturalist* 114: 835-58.

Caine NG, Surridge AK, Mundy NI. 2003. Dichromatic and trichromatic *Callithrix geoffroyi* differ in relative foraging ability for red-green color-camouflaged and non-camouflaged fruit. *International Journal of Primatology* 24: 1163-75.

Cheney DL, Seyfarth RM. 1990. *How Monkeys See the World: Inside the mind of another species.* Chicago: University of Chicago Press.

Clark DL, Uetz GW. 1991. Video image recognition by jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Animal Behaviour* 40:884-90.

Clark DL, Uetz GW. 1992. Morph-independent mate selection in a dimorphic jumping spider: Demonstration of movement bias in female choice using video-controlled courtship behavior. *Animal Behaviour* 43:247-54.

Cleveland J, Snowdon CT. 1982. The complex vocal repertoire of the adult cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 58: 231-70.

Dawkins R, Krebs JR. 1978. Animal signals: Information or manipulation? pp. 282-309. *In*: Krebs JR, Davies NB (eds.). *Behavioural Ecology*, 1ª edição. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

De la Torre S, Snowdon CT. 2002. Environmental correlates of vocal communication of wild pygmy marmosets. *Cebuella pygmaea*. *Animal Behaviour* 63: 847-56.

Dittus W. 1984. Toque macaque food calls: semantic communication concerning food distribution in the environment. *Animal Behaviour* 32: 470-7.

Doherty PF Jr, Sorci G, Royle JA, Hines JE, Nichols JD, Boulinier T. 2003. Sexual selection affects local extinction and turnover in bird communities. *Proceedings of the National Academy of Science*, 100: 5858-62.

Elowson AM, Snowdon CT, Lazaro-Perea C. 1998. Infant "babbling" in a nonhuman primate: Complex sequences of vocal behavior. *Behaviour* 135: 643-64.

Epple G. 1985. Chemical signals. pp. 531-80. *In*: Mitchell G, Erwin J (eds.). *Comparative Primate Biology*, Volume 2A. New York: Alan R. Liss.

Epple G, Belcher AM, Kuderling I, Zeller U, Scolnick L, Greenfield KL, Smith III AB. 1993. Making sense out of scents: species differences in scent glands, scent-marking behaviour, and scent-mark composition in the Callitrichidae. pp. 123-51. *In*: Rylands AB (ed.). Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology. Oxford: Oxford University Press.

Farabaugh SM. 1982. The ecological and social significance of duetting. pp 229-266. *In*: Kroodsma DE, Miller EH (eds.). *Acoustic Communication in Birds*, Volume 2. New York: Academic Press.

Fernald A. 1992. Human maternal vocalizations to infants as biologically-relevant signals. An evolutionary perspective. pp. 391-428. *In*: Barkow JH, Cosmides L, Tooby J (eds.). *The Adapted Mind: evolutionary psychology and the generation of culture*. New York: Oxford University Press.

Ferris CF, Snowdon CT, King JA, Duong TQ, Ziegler TE, Ugurbil K, Ludwig R, Schultz-Darken NJ, Wu Z, Olson DP, Sullivan JM Jr, Tannebaum PL, Vaughn JT. 2001. Functional imaging of brain activity in conscious monkeys responding to sexually arousing cues. *NeuroReport* 12: 2231-6.

Ferris CF, Snowdon CT, King JA, Sullivan JM Jr, Ziegler TE, Ludwig R, Schultz-Darken N, Wu Z, Olson DP, Tannenbaum PL, Einspanier A, Vaughn JT, Duong TQ. Imaging neural pathways associated with stimuli for sexual arousal in nonhuman primates. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*. No prelo.

Fischer J, Kitchen DM, Seyfarth RM, Cheney DL. 2002. Baboon loud calls advertise male quality: acoustic features and their relation to rank, age and exhaustion. *Behavioral Ecology and Sociobiology.*

Gaunt AS, Nowicki S. 1998. Sound production in birds: Acoustics and physiology revisited. pp. 291-321. *In*: Hopp SL, Owren MJ, Evans CS (eds.). *Animal Acoustic Communication: sound analysis and research method*s. Berlin: Springer Verlag.

Gouzoules S, Gouzoules H, Marler P. 1984. *Rhesus* monkey (*Macaca mulatta*) screams: representational signaling in the recruitment of agonistic aid. *Animal Behaviour* 32: 182-93.

Green S. 1975. Variation in vocal pattern with social situation in Japanese macaque (*Macaca fuscata*): a field study. pp. 1-102. *In*: Rosenblum LA (ed.). *Primate Behavior*, Volume *4*. New York: Academic Press.

Griffin DR. 1958. *Listening in the Dark.* New Haven: Yale University Press.

Hailman JP. 1977. *Optical Signals*. Bloomington: Indiana University Press

Hailman JP, Ficken MS, Ficken RW. 1985. The "chick-a-dee" call of *Parus atricapillus*: a recombinant system of animal communication compared with written English. *Semiotica* 56: 191-224.

Hausberger M. Social influences on song acquisition and sharing in the European starling (*Sturnus vulgaris*). pp 128-56. *In*: Snowdon CT, Hausberger M (eds.). *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge: Cambridge University Press.

Hauser MD. 1988. How infant vervet monkeys learn to recognize startling alarm calls. *Behaviour* 105: 187-201.

Hauser MD. 1996. *The Evolution of Communication*. Cambridge MA: MIT Press.

Hauser MD, Marler P. 1993. Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). II Costs and benefits of call production and suppression. *Behavioral Ecology* 4: 206-12.

Herzog M, Hopf S. 1984. Behavioral responses to species-specific warning calls in infant squirrel monkeys reared in social isolation. *American Journal of Primatology* 7: 99-106

Hopkins CD. 1974. Electric communication in fish. *American Scientist* 62(2):426-37.

Hoy RR, Hahn J, Paul RC. 1977. Hybrid cricket auditory behavior: evidence for genetic coupling in animal behavior. *Science* 195: 82-3.

Jackson RR, Wilcox RS. 1990. Aggressive mimicry, prey-specific predatory behaviour and predator-recognition in the predator-prey interactions of the jumping spiders *Portia fimbriata* and *Euryattus sp*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:111-9

Keverne EB, Martensz ND, Tuite B. 1989. Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology* 14: 155-61.

Langbauer WL Jr, Payne K, Charif R, Rapaport L, Osborn F. 1991. African elephants respond to distant playback of low-frequency calls. *Journal of Experimental Biology* 157: 34-46.

Lazaro-Perea C, Castro CSS, Harrison R, Araujo A, Arruda MF, Snowdon CT. 2000. Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 137-46.

Lazaro-Perea C. 2001. Intergroup interactions in wild common marmosets, *Callithrix jacchus*: territorial defence and assessment of neighbours. *Animal Behaviour* 62: 11-21.

Lazaro-Perea C, Arruda MF, Snowdon CT. 2004. Grooming as reward? Social functions of grooming in cooperatively breeding marmosets. *Animal Behaviour* 67: 627-636.

Marler P. 1970. A comparative approach to vocal learning: Song development in white-crowned sparrows. *Journal of Comparative and Physiological Psychology Monographs* 71: 1-25.

Marler P, Peters S. 1982. Subsong and plastic song: their role in vocal learning processes. pp. 25-50. *In*: Kroodsma DE, Miller EH (eds.). *Acoustic Communication in Birds*, Vol. 1, *Song Learning and Its Development*. New York: Academic Press.

Masataka N. 1992. Attempts by animal caretakers to condition Japanese macaque vocalizations result inadvertently in individual specific calls. pp. 271-8. *In*: Nishida T, McGrew WC, Marler P, Pickford M, de Waal FBM (eds.). *Topics in Primatology, vol. 1*. Tokyo: University of Tokyo Press.

McClintock MK. 1971. Menstrual synchrony in women. *Nature* 229: 244-5.

McConnell PB. 1990. Acoustic structure and receiver response in domestic dogs, *Canis familiaris. Animal Behaviour* 39: 897-904.

McConnell PB. 1991. Lessons learned from animal trainers: The effect of acoustic structure on an animal's response. pp. 165-87. *In*: Bateson PPG, Klopfer P (eds.). *Perspectives in Ethology*. New York: Plenum Press.

McCowan B, Reiss D. 1997. Vocal learning in captive bottlenosed dolphins: A comparison with humans and with nonhuman animals. pp. 178-207. *In*: Snowdon CT, Hausberger M (eds.). *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge: Cambridge University Press.

Mitani JC, Hunley KL, Murdoch ME. 1999. Geographic variation in the calls of wild chimpanzees: a reassessment. *American Journal of Primatology* 47: 133-51.

Moynihan M. 1970. The control, suppression, decay, disappearance and replacement of displays. *Journal of Theoretical Biology* 29: 85-112.

Mundinger P. 1970. Vocal imitation and recognition of finch calls. *Science* 168: 480-2.

Narins PM. 1990. Seismic communication in anuran amphibians. *BioScience* 40: 268-274.

Newman JD, Symmes D. 1982. Inheritance and experience in the acquisition of primate acoustic behavior. pp. 259-78. *In*: Snowdon CT, Brown CH, Petersen MR (eds.). *Primate Communication*. New York: Cambridge University Press.

Nordeen KW, Nordeen EJ. 1992. Auditory feedback is necessary for the maintenance of stereotyped song in adult zebra finches. *Behavioral and Neural Biology* 57: 58-66.

Nowicki S. 1989. Vocal plasticity in captive black-capped chickadees: The acoustic basis of call convergence. *Animal Behaviour* 37: 64-73.

O'Connell-Rodwell CE, Arnason BT, Hart LA. 2000. Seismic properties of Asian elephants (*Elephas maximus*) vocalizations and locomotion. *Journal of the Acoustical Society of America* 108: 3066-72.

Owings DH, Morton ES. 1998. *Animal Vocal Communication: a new approach*. Cambridge: Cambridge University Press.

Pepperberg IM. 1999. *The Alex Studies: Cognitive and Communicative Abilities of Grey Parrots*. Cambridge MA: Harvard University Press.

Pye JD, Langbauer WR Jr. Ultrasound and infrasound. pp.221-50. *In*: Hopp SL, Owren MJ, Evans CS (eds.). *Animal Acoustic Communication: sound analysis and research method*s. Berlin: Springer Verlag.

Randall JA. 1989. Individual footdrumming signatures in bannertail kangaroo rats, *Dipodymus spectabilis*. *Animal Behaviour* 38: 620-30.

Robinson JG. 1984. Syntactic structures in the vocalizations of wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus olivaceus*. *Behaviour*, 90: 46-79.

Rottman SJ, Snowdon CT. 1972. Demonstration and analysis of an alarm pheromone in mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 81: 483-90.

Rubin P, Vatikiotis-Bates E. 1998. Measuring and modeling speech production. pp. 251-90. *In* Hopp SL, Owren MJ, Evans CS (eds.). *Animal Acoustic Communication: sound analysis and research method*s. Berlin: Springer Verlag.

Sekulic R. 1982. Daily and seasonal patterns of roaring and spacing in four howler monkey *Alouatta seniculus* troops. *Folia Primatologica* 39: 22-48.

Seyfarth RM, Cheney DL. 1986. Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behaviour* 34: 1640-58.

Seyfarth RM, Cheney DL. 1990. The assessment by vervet monkeys of their own and another species' alarm calls. *Animal Behaviour* 40: 754-64.

Singh D, Bronstad PM. 2001. Female body odor ass a potential cue to ovulation. *Proceedings of the Royal Society of London*, series B 268: 797-801.

Smith TE, Abbott DH. 1998. Behavioral discrimination between circumgenital odor from peri-ovulatory dominant and anovulatory female common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology* 46: 265-84.

Smith WJ. 1977. *The Behavior of Communicating: an ethological approach.* Cambridge MA: Harvard University Press.

Snowdon CT. 1988. Communication as social interaction: its importance in ontogeny and adult behavior. pp. 108-122. *In*: Todt D, Goedeking P, Symmes D (eds.). *Primate Vocal Communication*. Berlin: Springer Verlag.

Snowdon CT. 2004. Sexual selection and communication. *In*: Kappeler P, van Schaik C (eds.). *Sexual Selection in Primates: Causes, Mechanisms, Consequences*. Cambridge: Cambridge University Press.

Snowdon CT, Coe CL, Hodun A. 1985. Population recognition of infant isolation peeps in the squirrel monkey. *Animal Behaviour* 33: 1146-51.

Snowdon CT, de la Torre S. 2002. Multiple environmental contexts and communication in pygmy marmosets. *Journal of Comparative Psychology* 116: 182-8.

Snowdon CT, Elowson AM. 1999. Pygmy marmosets alter call structure when paired. *Ethology* 105: 893-908.

Snowdon CT, Elowson AM. 2001. "Babbling" in pygmy marmosets: development after infancy. *Behaviour* 138: 1235-48.

Snowdon CT, Hodun A. 1981. Acoustic adaptations in pygmy marmoset contact calls: locational cues vary with distance between conspecifics. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9: 295-300.

Stern K, McClintock MK. 1998. Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature* 392: 177-9.

Stoddard PK. 1996. Vocal recognition of neighbors by territorial passerines. pp. 356-374. *In*: Kroodsma DE, Miler EH (eds.). *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds.* Ithaca: Cornell University Press.

Tyack PL. 1998. Acoustic communication under the sea. pp. 163-220. *In*: Hopp SL, Owren MJ, Evans CS (eds.). *Animal Acoustic Communication: sound analysis and research method*s. Berlin: Springer Verlag.

Tyack PL, Sayigh LS. 1997. Vocal learning in cetaceans. pp. 208-33. *In*: Snowdon CT, Hausberger M (eds.). *Social Influences on Vocal Learning*. Cambridge: Cambridge University Press.

Von Frisch F. 1967. *The Dance Language and Orientation of Bees*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Waser PM, Waser MS. 1977. Experimental studies of primate vocalizations: specializations for long-distance propagation. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 43: 239-63.

West MJ, King AP, Freeberg TM. 1997. Building a social agenda for the study of bird song. pp. 42-56. *In*: Snowdon CT, Hausberger M (eds.). *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge: Cambridge University Press.

Whitehead JM. 1987. Vocally-mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Animal Behaviour* 35: 1615-27.

Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW, Boesch C. 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature* 399: 682-5.

Wiley RH, Richards DG. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3: 69-94.

Winter P, Handley P, Ploog D, Schott D. 1974. Ontogeny of squirrel monkey calls under normal conditions and under acoustic isolation. *Behaviour* 47: 230-9.

Ziegler TE, Epple G, Snowdon CT, Porter TA, Belcher A, Kuederling I. 1993. Detection of the chemical signals of ovulation in the cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*. *Animal Behaviour* 45: 313-22.

Zoloth SR, Petersen MR, Beecher MD, Green S, Marler P, Moody DB, Stebbins WC. 1979. Species-specific processing of vocal sounds by monkeys. *Science* 204, 870-2.

Zuberbuhler K. 2003. Referential signaling in non-human primates: cognitive precursors and limitations for the evolution of language. *Advances in the Study of Behavior* 33: 265-307.

Tabela 1. Custos e Benefícios das Modalidades de comunicação.

Características	**Modalidades Sensoriais do Sinal**				
	Auditivo	**Visual**	**Químico**	**Tátil**	**Elétrico**
Localização	Fácil em qualquer direção.	Fácil somente quando o receptor está direcionado para o emissor.	Reduzida, dependendo da direção do meio (vento ou água); volatitidade ou dispersão.	Fácil, diretamente na superfície corporal.	Potencialmente fácil em pequenas distâncias.
Potencial para superar ruídos	Uso de diferentes canais, amplitude aumentada, todos os habitats e condições de luz.	Bom em dias claros e para distâncias curtas; fraco em florestas com vegetação alta.	A especificidade das substâncias pode sobrepor o ruído, mas a poluição química também pode interferir.	Fácil devido ao contato direto	Resolve os problemas de pouca luz; a especificidade da forma da onda protege de ruído elétrico.
Longa distância	Bom, especialmente com sinais de baixa freqüência.	Pobre. Mesmo em boas condições, névoa e obstáculos criam problemas.	Moderado, depende da volatibilidade dos odores, da direção e da velocidade do vento ou da água.	Pobre. A maioria dos sinais envolve contato direto; alguns sinais sísmicos podem percorrer longas distâncias.	Pobre. O sinal tem pouca força, a distância percorrida depende da condutividade na água.
Evitar predadores	Fraco. Os sinais devem ser usados brevemente, serem crípticos ou fora do	Fraco. Se um coespecífico pode ver o sinal, é provável que o predador também o	Bom. Os sinais permanecem depois que o animal se afasta.	Bom. Geralmente não se espalha além de onde os indivíduos	Bom. Pouco predadores têm receptores elétricos; os sinais não percorrem grandes

	alcance do predador.	veja.		estão interagindo.	distâncias.
Duração	Rápido; necessita atenção ao sinal.	Muito rápido; necessita atenção ao sinal.	Muito lento; pode permanecer ativo por horas ou dias.	Moderado; pode deixar sensações após o final do toque.	Muito rápido devido à alta velocidade de condução.
Complexidade potencial	Alto potencial para variação na estrutura do sinal devido a mudanças na freqüência e no padrão temporal.	Alto potencial para variação na estrutura do sinal devido a diferentes cores, movimentos e partes do corpo envolvidas.	Desconhecido; os cheiros podem conter uma mistura complexa de odores, mas não se sabe se a mistura pode mudar rapidamente em resposta a uma mudança rápida nas interações sociais.	Moderado devido às diferentes partes do corpo que podem ser tocadas, ao padrão rítmico intensidade do toque.	Alta devido às diferentes formas de onda, à modulação das taxas de descarga e ao ritmo.

Tabela 2. Mensagens a partir de sinais emitidos por animais[*].

Mensagens Comportamentais Gerais		Procurando ou evitando interação
		Ataque
		Fuga
		Cópula
		Associação
		Hesitação ou indecisão
		Locomoção
		Permanência no local
		Receptividade
		Atenção ou Monitoramento
		Início da alimentação
		Localização de alimento
		Alarme
		Distresse
		Reunião ou recrutamento
		Catação Grooming ou início de Grooming
		Brincadeira ou convite à brincadeira
		Sincronização
		Conforto do Ninho (ou cuidado de filhote)
Modificadores		Probabilidade ou indicação de ação
		Intensidade relativa
		Estabilidade relativa
		Direção
		Localização
Identificadores		Sexo
		Idade
		Status de ligação do Par
		Família
		Grupo
		População
		Sub-espécie
	Espécie	
	Condição Reprodutiva	
		Maduro
		Imaturo
		Estágio do Ciclo

* Adaptado de Smith (1977).

Capítulo 9

COGNIÇÃO ANIMAL

Briseida D. Resende

briusp@uol.com.br

Patrícia Izar

patrizar@usp.br

Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia

Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, Brasil

1. Introdução

As pessoas que se interessam por comportamento animal admiram-se com as habilidades de algumas espécies, que parecem indicar capacidades de planejamento e raciocínio tipicamente atribuídas aos humanos. Por exemplo, formigas da espécie *Cataglyphis fortis*, quando saem de seu ninho em busca de alimento, podem percorrer distâncias de até mais de cem metros, dando voltas para um lado e para outro, indo para a frente e para trás, fazendo um caminho bastante tortuoso. No entanto, quando encontram um alimento, não precisam refazer seus passos e retornam diretamente ao formigueiro, em linha reta. Macacos-prego da espécie *Cebus libidinosus* quebram cocos para comer o nutritivo endosperma, colocando-os sobre uma superfície estável e resistente, como uma bigorna, e usando pedras pesadas e arredondadas para bater, como um martelo, ou seja, usam ferramentas para obter alimento. Para os cientistas, estes dois exemplos levantam hipóteses sobre quais habilidades cognitivas estão envolvidas na exibição do comportamento. Mas o que é cognição?

Neste capítulo, adotamos a perspectiva de que a cognição animal é uma característica biológica moldada pela seleção natural e, portanto, pode ser analisada como adaptação a demandas cognitivas enfrentadas pelas diferentes espécies em seu ambiente natural (Dukas 1998). A cognição refere-se aos mecanismos pelos quais os animais adquirem, processam e usam informações do ambiente, incluindo percepção, memória, aprendizagem, e tomada de decisão (Shettleworth 2010). Por essa perspectiva, cognição não é indicativo de consciência. O processamento de informações pode ou não ser consciente. De fato, acessar a consciência animal pode ser impossível, considerando que se trata de um estado subjetivo, acessado em humanos por meio de relato verbal. Assim, o modo como os animais processam informações e se

comportam adaptativamente pode e, na maior parte das vezes deve, ser estudado sem menção à consciência.

1.1 O antropomorfismo no estudo da cognição

Ao inferir cognição animal a partir de certos comportamentos ditos complexos, como por exemplo, o uso de ferramentas para obtenção de alimento, é comum atribuir inteligência ao sujeito da ação. Mas o que é inteligência? Para Pearce (2008), por exemplo, a inteligência teria como característica definidora o fato de permitir que os animais se comportem de forma adaptativa, mas ressalta que essa definição possui limitações que ficam evidentes ao comparar espécies diferentes. Nesse caso, a capacidade de aprender poderia ser usada para acessar a inteligência: aquele que aprende mais rápido e tem melhor memória seria mais adaptado e, portanto, mais inteligente. Mas como comparar animais com histórias evolutivas tão diversas? Para Shettleworth (2010), inteligência é um termo difícil de definir, além de não ser muito útil para descrever o comportamento animal por dois motivos: primeiro, é um termo geralmente usado para se referir a habilidades gerais das pessoas, enquanto as habilidades cognitivas são, em grande parte, modulares, e, segundo, há a necessidade de se definir formalmente a meta específica à qual o comportamento está direcionado.

Grande parte da confusão entre os conceitos de cognição e inteligência se origina no antropocentrismo que historicamente tem caracterizado o estudo da cognição animal. Em 1882, George Romanes, inspirado por Darwin, lançou o livro "Animal Intelligence", no qual relatava diferentes exemplos de comportamentos ditos inteligentes realizados por uma vasta gama de espécies (de formigas a macacos). Esse trabalho foi muito criticado, especialmente por Lloyd Morgan, por seu caráter anedótico e pela antropomorfia excessiva na sua interpretação das capacidades cognitivas dos animais. Morgan apontava para o uso de explicações mais

parcimoniosas na ausência de evidências científicas relevantes. Ou seja, se um comportamento pudesse ser interpretado como o resultado de uma faculdade mental mais simples, ele assim o deveria ser. Essa idéia embasou as pesquisas subseqüentes sobre inteligência e cognição animal (Pearce 2008). Apesar de ser possível questionar sobre o que seria uma "faculdade mental mais simples", há um consenso na comunidade científica de que as explicações devem ser testadas e as conclusões devem ser tiradas a partir das evidências, favorecendo as explicações mais simples.

Determinados comportamentos humanos apresentam semelhança em relação a comportamentos realizados por outros animais, porém não podemos concluir que esteja ocorrendo o mesmo processo mental (Pearce 2008). Ainda assim, pesquisadores de psicologia comparada frequentemente utilizam modelos animais, como ratos e pombos (animais de porte e comportamento adequados para experimentos em laboratório), para estudar, por exemplo, mecanismos de aprendizagem e memória. Os resultados são extrapolados para humanos, partindo-se do pressuposto de que humanos compartilham características cognitivas e comportamentais com outras espécies. Este fundamento da psicologia comparada baseia-se nas idéias de Darwin, para quem "a diferença entre os homens e os animais é uma diferença de grau, não de tipo" (Darwin 1871), privilegiando as semelhanças entre as espécies e o compartilhamento de características herdadas. Embora Darwin tenha proposto que as espécies tenham se ramificado de uma origem única, descartando a idéia de linearidade (Yamamoto 2007), a afirmação sobre uma diferença "de grau e não de tipo" foi, por alguns, perigosamente interpretada de forma antropocêntrica, como uma corroboração de que os humanos estão no topo da evolução e apresentam sempre características mais complexas, mais elaboradas, mais "evoluídas", especialmente no que diz respeito à cognição (Shettleworth 2010).

1.2 A abordagem ecológica ao estudo da cognição

A visão clássica, antropomórfica, considera que as capacidades cognitivas humanas são comparativamente mais complexas. Uma abordagem mais moderna ao estudo da cognição animal, também chamada de "abordagem ecológica à cognição comparada", valoriza a compreensão das habilidades de cada animal entendendo seu contexto evolutivo e ecológico. Considera-se que uma história evolutiva é até certo ponto compartilhada entre os táxons. Porém, cada espécie tem a sua história evolutiva. E como diferentes espécies habitam diferentes ambientes e pertencem a diferentes contextos, podem perceber estímulos e processar informações de maneiras diferentes. Partindo desta perspectiva e considerando que a inteligência é a capacidade de solucionar problemas ecologicamente relevantes do ambiente no qual a evolução ocorreu, a abordagem ecológica à cognição comparada pretende entender em que consiste a inteligência de cada espécie. Sendo assim, não classificamos hierarquicamente as capacidades cognitivas de uma formiga que volta em linha reta para o formigueiro após forragear por caminhos tortuosos, de um papagaio que conta até seis, e de fêmeas de aves que escolhem parceiros sexuais mais simétricos. Enfatiza-se como o animal utiliza sua cognição no ambiente selvagem (por exemplo, durante forrageamento ou escolha de parceiro). Dados sobre história natural e evolução devem ser considerados, bem como teorias e métodos desenvolvidos pela abordagem antropocêntrica. O comportamento considerado como evidência de cognição pode ser uma habilidade não-aprendida e pode ser estudado também fora do laboratório, no ambiente natural.

Recentes discussões sobre evolução da inteligência consideram a existência de módulos cognitivos que seriam equivalentes a especializações adaptativas para lidar com certas particularidades do ambiente. Ou seja, a mente seria como um canivete

suíço, e não uma faca de lâmina simples, pois seria o equivalente a uma ferramenta de uso geral, mas com componentes especializados para cada situação evolutivamente relevante (Barkow et al 1995). Mas os módulos, ou especializações adaptativas, e os processos cognitivos mais gerais não precisam ser encarados como conceitos opostos, já que o compartilhamento de características e a diversidade entre espécies são dois aspectos de sua história evolutiva e, portanto, não seria correto enfatizar um em detrimento do outro (Shettleworth 2010). Alguns processos cognitivos, como a habituação ou a aprendizagem por associação, seriam largamente compartilhados entre as espécies. Outras habilidades apareceriam apenas em alguns táxons, como a linguagem dos humanos, ou a ecolocalização exibida pelos morcegos.

As diferentes espécies apresentam mecanismos cognitivos gerais e especializações para perceber, aprender, memorizar e classificar. Por exemplo, muitos dos princípios universais da percepção refletem a organização do mundo físico: os animais diferem nos canais sensoriais que utilizam e nos padrões de sensibilidade destes canais. Essas diferenças estão relacionadas a seus habitats e estilos de vida. Porém todos os sistemas sensoriais compartilham algumas características, como a resposta mais acentuada a um estímulo mais intenso, sensibilidade ao contraste e uma tendência à habituação.

Partindo de mecanismos básicos gerais, as espécies apresentam diferenças qualitativas referentes à maneira como a informação é processada, estocada, ou usada. Esses mecanismos são utilizados pelos animais para aquisição de informações sobre o mundo físico (habilidades numéricas, temporais e espaciais) e sobre o mundo social (o que os indivíduos sabem sobre seus companheiros, o que aprendem no ambiente social, como se comunicam). A partir dessas informações, os animais podem tomar decisões como: qual caminho percorrer, onde se esconder, o que comer, com qual parceiro se

acasalar, qual a melhor forma de processar um alimento, a quem se aliar ou manter uma relação próxima.

No capítulo quatro foram apresentadas as bases neurais da cognição animal. Neste capítulo, apresentamos estudos de caso que exemplificam como é possível fazer inferências sobre os processamentos cognitivos subjacentes ao comportamento observado. Abordaremos a cognição espacial, o uso de ferramentas, atribuição de causalidade e cognição social como tópicos chave para exemplificar as pesquisas que adotam uma perspectiva ecológica.

2. Cognição espacial

2.1 Sistemas de representação espacial

Habilidades que permitam a um organismo navegar no ambiente orientando-se para um objetivo, isto é, voltar a um local onde encontrou recursos como água, alimento ou parceiro reprodutivo, ou retornar à base de moradia após uma excursão em busca de recursos, são essenciais à sobrevivência (McNamara et al 2008). Essas habilidades envolvem a aquisição de uma representação interna da localização de um objetivo e de como atingi-lo, o que se entende por cognição espacial (Shetlleworth 2010).

A partir do trabalho de Tolman (1948), os estudos sobre cognição espacial foram dominados pela concepção de que os animais (e humanos, por analogia) navegariam com base em uma representação mental do espaço estruturada como um mapa cartográfico, com propriedades euclidianas, denominada mapa cognitivo. O mapa cognitivo seria uma representação duradoura, alocêntrica e abrangente do ambiente de navegação (Wang & Spelke 2002). Define-se um sistema de representação como alocêntrico quando o organismo centra sua localização e orientação em objetos ou características do ambiente (Iachini & Ruggiero 2006), como o azimute solar ou o campo magnético (McNamara et al 2003), localizando um objeto em relação a outros

objetos (Poti 2000). No entanto, à medida que os estudos progrediram, tal concepção deu lugar à noção de que grande parte das espécies de animais navega com base em representações dinâmicas, egocêntricas e limitadas a uma parte do ambiente de navegação (Dyer 1998, Wang & Spelke 2002). Num sistema de representação egocêntrico, o organismo representa a si mesmo como o centro do ambiente (Iachini & Ruggiero 2006), localizando um objeto ou característica do ambiente em relação ao seu próprio corpo (Poti 2000).

2.1.2 Integração de caminhos (*path integration*)

Um dos mecanismos mais básicos de orientação egocêntrica, encontrado em muitas espécies de insetos, aves e mamíferos (Dyer 1998) é a integração de caminhos (*path integration*). O sistema de integração de caminhos é típico de espécies que fazem ninho, como formigas e roedores, portanto deve ser adaptativo que o animal seja capaz de manter uma atualização de sua posição em relação ao ponto de partida e ser capaz de voltar em linha reta (Shetlleworth 2010).

Um exemplo clássico desta forma de navegação, como citado no início deste capítulo, são as formigas do deserto que saem de seu ninho navegando por rotas tortuosas e aleatórias em busca de alimento e, ao encontrá-lo, retornam para casa em linha reta. Esse mecanismo consiste num senso interno de direção e distância que gera sinais durante a locomoção, permitindo que os sujeitos atualizem sua posição em relação ao seu ponto de partida ou em relação a um objetivo específico (Pearce 2008). O animal representa a posição egocêntrica do ponto de partida (por exemplo, o ninho) como um vetor, especificando a distância e direção radial de sua posição em relação à posição do ninho, e continuamente subtrai deste vetor um segundo vetor que especifica a distância e a direção radial percorrida em relação ao último registro. O vetor resultante corresponde à posição egocêntrica do ponto de partida (Wang & Spelke 2002).

Mas como um animal que usa a integração de caminhos consegue manter a linha reta em seu deslocamento de volta para o ponto de partida? Em geral, uma característica do ambiente é usada como referência e muitas espécies de insetos, como abelhas e formigas do deserto, e de aves, usam o azimute solar (Dyer 1998). Para manter o curso do deslocamento, o organismo precisa manter seu próprio corpo num ângulo constante em relação ao azimute solar (ângulo, no sentido horário, entre o norte geográfico e a projeção perpendicular do centro do sol ao horizonte na perspectiva do observador). Mas a posição do sol muda ao longo do dia, das estações, o sol não está visível durante a noite ou em dias nublados. Estudos experimentais têm demonstrado que insetos e aves são capazes de extrapolar a posição do sol com base na taxa de movimento do azimute observada em outros dias ou horários do dia, ou seja, por efeito de aprendizagem, combinado com uma representação inata do movimento solar (Dyer 1998).

Muitas aves migratórias utilizam o campo magnético da Terra como referência direcional. O sistema de bússola magnética das aves detecta se o indivíduo está se movendo em direção a um pólo magnético ou ao equador e é insensível à polaridade magnética, o que faz com que animais no hemisfério norte se dirijam ao pólo na direção do norte, e animais no hemisfério sul dirijam-se ao pólo na direção do sul. Esse mecanismo permite que as aves em ambos os hemisférios se dirijam ao pólo, na primavera, e voltem em direção ao equador, no outono (Dyer 1998). No entanto, aves migratórias que ultrapassam o equador precisam de um sistema adicional de orientação, normalmente as estrelas. De fato, experimentos indicam que as aves são capazes de identificar o Norte com base na configuração das estrelas, uma capacidade que é aprendida ao longo do desenvolvimento (Shettleworth 2010).

2.1.2 Marcos espaciais (*landmarks*)

Outro mecanismo de orientação egocêntrica é um sistema de reconhecimento de locais com base na representação de marcos espaciais (*landmarks*). Esse tipo de orientação foi elegantemente demonstrado por Tinbergen (1972) para vespas escavadoras (*Philanthus triangulum*). Tinbergen observou que as fêmeas dessas vespas escavavam ninhos no solo onde depositavam seus ovos e então partiam em busca de alimento que traziam de volta ao ninho para alimentar a prole. O pesquisador marcou as vespas e constatou que cada uma retornava exatamente ao seu ninho, levando-o à hipótese de que as vespas usavam marcos espaciais para localizar seu ninho. Para testar essa hipótese, Tinbergen cercou a abertura de entrada dos ninhos com um anel de pinhas, que era deslocado depois que as vespas saíam para forragear. A hipótese foi confirmada, uma vez que as vespas procuravam pela abertura do ninho no centro do anel de pinhas, e não no local correto.

Estudos experimentais têm mostrado que formigas e abelhas usam a integração de caminhos para retornar à área familiar próxima ao ninho, após excursões para áreas mais desconhecidas e distantes, e usam o sistema de reconhecimento de locais com base na representação de marcos espaciais para a aproximação final ao ninho (por exemplo, Riley et al 2005). A integração entre sistemas de orientação pode depender das condições do ambiente, tornando um ou outro tipo de informação mais relevante ou confiável. Por exemplo, abelhas utilizam a orientação com base em bússola solar quando o céu está aberto, mas passam a usar informações de marcos espaciais quando o céu está encoberto. De outro lado, experimentos elaborados de forma a tornar os marcos espaciais pouco confiáveis (isto é, alternando a posição desses marcos em relação à posição original de treinamento das abelhas) levam as abelhas a ignorá-los como fonte de informação (Shettleworth 2010). Experimentos clássicos com ratos e pombos

também demonstram que esses animais usam marcos espaciais na sua orientação (Shettleworth 2010).

2.1.3 – Mapa topológico

Estudos recentes com primatas não-humanos têm sugerido que esses animais também se utilizam de marcos espaciais para se orientar de forma egocêntrica, num sistema de rede de rotas ou mapa topológico (Noser & Byrne 2007a). Vários estudos mostram que muitas espécies de primatas, de macacos-aranha que vivem na floresta amazônica a babuínos da savana africana, navegam por sua área de uso percorrendo rotas habituais, isto é, usam sempre os mesmos caminhos. Esse tipo de observação sugere que primatas têm uma representação interna de várias seqüências de marcos espaciais, ou rotas, interconectadas em locais específicos, preservando relações topológicas entre as localizações, porém sem informações euclidianas e vetoriais (Byrne 2000). Um sistema de orientação baseado na representação de redes de rotas seria bastante eficiente, exigindo menos energia em processamento cognitivo (Di Fiore & Suarez 2007), porque em vez representar a exata localização de recursos recentemente encontrados em relação à posição atual do animal, à posição de marcos do ambiente e dos marcos do ambiente em relação à sua posição atual, o animal apenas precisa associar os recursos ao longo de rotas familiares e memorizar marcos espaciais associados a recursos (Garber 2000, Poti et al 2005).

Noser & Byrne (2007a), estudando babuínos (*Papio anubis*), mostraram que esse tipo de representação, embora comumente resulte num sistema de rotas habituais, permite a navegação por novos caminhos para atingir recursos já visitados, desde que os marcos espaciais representados e associados aos recursos estejam visíveis. Os autores estudaram os babuínos num ambiente de savana, constituído de montanhas rochosas cercadas por amplas planícies, de forma que os picos das montanhas eram marcos

espaciais destacados. Seguindo um grupo social diariamente, marcando todos os recursos usados, tanto fontes de alimento como de água, e locais de dormida, constataram que os animais planejavam rotas eficientes de forma a visitar locais onde esses recursos haviam sido encontrados (Noser & Byrne 2007b). Na população estudada havia vários grupos sociais distintos que competiam agressivamente quando se encontravam durante o forrageamento, de forma que encontros entre grupos frequentemente resultavam em fuga, e os animais estudados muitas vezes eram obrigados a abandonar uma rota conhecida, criando uma situação de experimento natural. Os autores constataram que os animais conseguiam usar um desvio ou um caminho novo, para chegar ao objetivo espacial original, desde que tivessem visibilidade das montanhas. Quando um encontro entre grupos acontecia numa área de planície sem marcos espaciais visíveis, os animais, após um longo tempo de espera, retornavam exatamente ao ponto de onde haviam fugido e retomavam a rota habitual para atingir o objetivo espacial.

Esses estudos levaram Presotto e Izar (2010) a investigar se macacos-prego (*Cebus nigritus*) também navegariam utilizando um sistema de rede de rotas. A cognição espacial desses animais tem sido objeto de muitos estudos, tanto no ambiente natural como em laboratório, levando a resultados controversos. Por exemplo, os estudos de campo indicavam que macacos-prego selvagens usam informação sobre a localização relativa de pelo menos dois recursos para decidir uma rota de forrageamento, o que foi considerado consistente com um sistema de orientação alocêntrica (Janson 1998, 2007), enquanto experimentos de laboratório sugeriam que a utilização de orientação egocêntrica prevalece em relação ao reconhecimento baseado em dicas externas (Poti 2000). Presotto e Izar (2010) consideraram que esses resultados controvertidos poderiam ser explicados se os achados de Noser e Byrne (2007 a,b),

descritos acima, também fossem observados em macacos-prego. As autoras estudaram as rotas diárias de um grupo selvagem de macacos-prego vivendo na Mata Atlântica e marcaram todas as árvores em que os animais se alimentavam, constatando que várias foram visitadas repetidas vezes, a intervalos variando de um dia a mais de um mês. Utilizando um mapa tridimensional da área de uso dos animais, as autoras identificaram marcos espaciais destacados, associados às fontes de alimento, e determinaram a condição de visibilidade desse marcos ao longo de toda a rota percorrida pelos animais para chegar ao objetivo, a cada visita. Os resultados mostraram que os macacos-prego chegavam a uma mesma fonte de alimento usando caminhos repetidos ou diferentes, com ou sem marcos espaciais visíveis, em freqüências similares, sugerindo que a visibilidade do marco espacial não era condição necessária para localizar um objetivo. As autoras consideraram que os macacos-prego estudados usam um sistema de orientação alocêntrico para navegar entre fontes de alimento ricas, que sustentam o grupo em várias visitas. No entanto, quando os animais não encontravam frutos e se alimentavam principalmente de invertebrados e bromélias, recursos uniformemente distribuídos na mata, navegavam utilizando um sistema de rotas preferenciais, sugerindo o uso de um sistema de orientação egocêntrico. Assim, é possível que os macacos usem diferentes sistemas de orientação, dependendo do tipo de recurso alimentar encontrado. Portanto, o contexto ecológico pode afetar o sistema de orientação usado por primatas não humanos (Normand & Boesch 2009), assim como discutido anteriormente para outros animais.

Essa conclusão e as diferenças de resultados obtidos em estudos com primatas selvagens e em condições de cativeiro sugerem que a cognição espacial desses animais também é fruto de interação entre capacidades inatas e aprendizagem, assim como discutido para invertebrados. Animais criados em cativeiro podem não apresentar certas

habilidades de navegação que animais selvagens adquirem com a experiência e prática em deslocamentos por grandes espaços (Menzel & Beck 2000).

2.2 Memória espacial

Os estudos sobre cognição espacial também têm revelado o tipo de informação a respeito de objetivos espaciais que diferentes espécies são capazes de armazenar, e por quanto tempo a memória perdura. Por exemplo, evidências comportamentais sugerem que primatas lembram o estado de maturação dos frutos de árvores que visitaram (Janmaat et al 2006) e a quantidade de frutos em cada fonte (Janson 1998). Estudos experimentais com aves estocadoras trazem os exemplos mais impressionantes. Numa série de experimentos, Clayton e Dickinson (1998, 1999) mostraram que o gaio azul (*Aphelocoma californica*) é capaz de lembrar a localização exata de alimentos estocados dez dias antes (por meio de marcos espaciais associados), o tipo de item estocado (o preferido, larva de mariposa, ou amendoim) e o intervalo de tempo transcorrido desde a estocagem. Isso ficou evidente quando os experimentadores submeteram as aves a uma condição em que o alimento preferido apodrecia após 124 horas de estocagem, enquanto os amendoins permaneciam bons. Quando testados antes de 124 horas após a estocagem, os gaios sempre recapturavam primeiro as larvas, mas se o teste ocorresse após 124 horas, os gaios recapturavam os amendoins. Estudos com quatro espécies diferentes de corvídeos estocadores, incluindo o gaio azul, sugerem que a duração e a capacidade da memória espacial de cada uma é diretamente relacionada ao grau de dependência do alimento estocado para sobrevivência no inverno (Balda & Kamil 2006).

Em conclusão, diferentes espécies apresentam diferentes capacidades cognitivas espaciais provavelmente em função de distintas pressões seletivas de seu modo de vida. Além disso, capacidades cognitivas dependem de predisposições inatas selecionadas,

mas há também efeito de aprendizagem e experiência. No exemplo a seguir, discutiremos que tais características podem envolver tanto aprendizagem individual, como social.

3. Uso de ferramentas e causalidade

3.1 Uso de ferramentas por animais e definições

O uso de ferramentas foi por algum tempo considerado como uma habilidade exclusiva de humanos, por ser cognitivamente complexa. Atualmente, com o aumento das pesquisas de campo, sabemos que outras espécies exibem este comportamento. Por exemplo, lontras e abutres utilizam pedras para ter acesso à parte comestível de conchas e ovos (van-Lawick-Goodall 1970). Outras espécies, como os corvos da Nova Caledônia, fabricam a ferramenta, modificando gravetos que usam para cutucar larvas nos ocos das árvores (Hunt 1996). Mas em que medida a manipulação de objetos expressa a inteligência dos animais (Reznikova 2007)? O uso de ferramentas não implica necessariamente em complexos processos de aprendizagem: jogar uma pedra para abrir um marisco ou um ovo pode ser uma conseqüência de reforço alimentar que gera o desempenho de cadeias comportamentais. Segundo Shettleworth (1998), isso não seria muito diferente do comportamento do abutre que joga o ovo em cima de uma pedra, por exemplo. Porém, Lefevre et al (2002) consideram que o uso de ferramentas pode ser “genuíno”, o que implica em manipulação da ferramenta (como introduzir varetas em ocos, golpear pedras contra alimento encapsulado), ou “limítrofe”, o que envolve o uso de objetos, mas não sua real manipulação (como a pedra sobre a qual um alimento pode ser jogado para se romper). Em revisão sobre o uso de ferramentas por aves e tamanho de cérebro, esses autores concluíram que pássaros que fazem uso genuíno de ferramentas para obter alimento e água possuem cérebros maiores do que aqueles que fazem uso limítrofe.

Dentre os primatas, encontram-se as espécies responsáveis pelo maior número de exemplos de uso genuíno de ferramentas, seja em cativeiro ou em campo. A maior parte dos exemplos é atribuída aos grandes macacos hominóides, especialmente chimpanzés, bonobos e orangotangos, e aos macacos do Novo Mundo do gênero *Cebus* (Tomasello & Call 1997; Matsuzawa 1991; Visalberghi 1987). A intensificação das pesquisas de campo proporcionou um aumento do conhecimento a respeito do uso espontâneo de ferramentas por animais selvagens (van Schaik et al 2003; Whiten et al 1999; Mannu e Ottoni 2009). Dentre os exemplos, destacamos o uso de pedras ou troncos por chimpanzés para quebrar cocos (Matsuzawa 1991; Boesch & Boesch 1983). Comportamento similar é apresentado espontaneamente por macacos-prego selvagens (Fragaszy et al 2004; Langguth & Alonso 1997; Mannu & Ottoni 2009) ou que vivem em semiliberdade (Ottoni & Mannu 2001; Resende et al 2008). O uso espontâneo e sistemático de ferramentas em campo vem suscitando interesse científico especialmente no aspecto concernente à transmissão social das habilidades, por ser um comportamento que precisa ser aprendido, o que pode ocorrer de forma individual ou social (van Schaik et al 2003; Fragaszy & Perry 2003; Whiten et al 1999).

3.2 Compreensão causal

O estudo do uso e da fabricação de ferramentas tem sido utilizado por pesquisadores interessados em compreender a evolução das capacidades cognitivas de humanos, na medida em que pode estar relacionado com a evolução das áreas cerebrais relacionadas a este comportamento e com o surgimento da cultura material (McGrew 1992).

Quando falamos do uso de ferramentas por humanos, está implícito um entendimento causal a respeito de como a ferramenta funciona (Shettleworth 2010). Mas o que um primata não-humano compreende a respeito das ferramentas que usa?

Para investigar esse assunto, Visalberghi e Trinca (1989) fizeram um experimento em que macacos-prego deveriam obter alimento que estava dentro de um tubo transparente de acrílico por meio do uso de bastões. Os animais tiveram sucesso na tarefa, porém, as autoras ressaltaram que isso poderia ser alcançado por tentativa-e-erro, independente dos animais conseguirem realizar operações cognitivamente mais complexas. Numa segunda etapa do experimento, foi adicionado um novo nível de dificuldade: os animais tinham à sua disposição bastões que deveriam ser modificados para que pudessem ser introduzidos no tubo. Por exemplo, vários bastões eram unidos por uma fita adesiva (para usar, era necessário retirar a fita), ou eram coladas pequenas varas nas extremidades de um bastão, tornando necessária sua remoção para a introdução no tubo, ou então eram oferecidos três bastões curtos (e aí era necessário introduzir os três de um lado só para conseguir retirar o alimento). Os animais também tiveram sucesso, mas exibiam tentativas equivocadas de retirada da recompensa: por exemplo, introduziam cada bastão curto em um lado diferente do tubo, ficando a recompensa intocada no meio, ou tentavam introduzir a fita no tubo, ao invés dos bastões. Assim, as autoras concluíram que os resultados também poderiam ser explicados por tentativa-e-erro e que os animais só aprendiam após muito treino sobre quais propriedades dos objetos, das superfícies e de suas ações eram mais importantes para o sucesso, não havendo nenhuma indicação de compreensão de causalidade (Visalberghi & Limongelli 1996). Posteriormente, Visalberghi e Lomongelli apresentaram uma nova variação do tubo para quatro macacos-prego já proficientes na tarefa. Desta vez, havia um buraco no meio do tubo, ao qual estava acoplado um recipiente que servia como “armadilha” para o alimento. Ou seja, se o sujeito inserisse o bastão pelo lado errado, o alimento (amendoim) cairia nesta armadilha e não poderia ser retirado do tubo. A idéia era verificar se os animais reconheceriam isso. Dos quatro sujeitos testados, apenas uma

fêmea obteve taxa de sucesso acima do acaso. As autoras sugeriram que ela conseguia resolver a tarefa com base em regras simples aprendidas por associação ("inserir o bastão pelo lado em que o alimento está mais longe da recompensa": assim, estaria posicionado após a armadilha). Ela foi, então, submetida a outra variação do experimento para explorar sua compreensão da tarefa: o tubo foi girado, de forma que a armadilha ficava em cima (portando não "recolhia" o amendoim). Nesta situação, ela continuava usando a mesma regra de distância, embora isso não tivesse importância alguma para o sucesso nesta etapa. Então, as autoras concluíram que a fêmea em questão não entendia as relações de causa-e-efeito, mas apresentava uma grande capacidade de aprendizagem por associação (ver também Fragaszy et al 2004, capítulo 10, para uma discussão mais detalhada). Estes experimentos foram replicados com chimpanzés, orangotangos e bonobos como sujeitos e os resultados foram semelhantes: o sucesso também poderia ser explicado por regras de associação simples (Visalberghi et al 1995).

A aprendizagem por associação, compartilhada por um grande número de espécies, é suficiente para explicar a grande maioria dos exemplos de uso de ferramentas. Trata-se de um processo cognitivo simples, porém capaz de produzir ajustes sofisticados do comportamento ao ambiente (Fragaszy & Visalberghi, 2001). Quando o experimento do tubo com a armadilha foi realizado com humanos, apenas adultos e crianças maiores do que quatro anos conseguiram evitar a armadilha nas primeiras tentativas (Shettleworth 2010). Em experimento realizado por Horner e Whiten (2007), chimpanzés de 2 a 7 anos e crianças divididas em dois grupos de idade (grupo de 3 a 4 anos e grupo de 5 a 6 anos) assistiam uma pessoa inserindo um bastão, sempre pelo mesmo lado no tubo com armadilha, e depois tinham a chance de executar a tarefa. Os pesquisadores concluíram que as crianças mais novas tendiam a copiar

indiscriminadamente a tarefa, o que levava ao erro na hora do teste nos casos nos quais o modelo inseria o bastão pelo lado errado, enquanto as mais velhas conseguiam compreender a causação implicada em suas ações. Por volta dos quatro anos de idade, emerge nas crianças a percepção de que o outro é um agente intencional, fenômeno ao qual chamamos de "teoria da mente". Antes de completar dois anos de vida, as crianças já compartilham com os adultos ou crianças mais velhas a atenção em relação a ações e objetos do meio (Tomasello 2003), sendo capazes de replicar as ações de seus modelos, mas não necessariamente conseguindo executar a tarefa, pois não conseguem atribuir intenção aos outros.

3.3 Teoria da Mente

A Teoria da Mente é um conjunto de habilidades necessárias para interação social sofisticada em grupos humanos e é a base para formas mais avançadas de cognição social, como as trocas sociais que envolvem a detecção de trapaça ou elaboração de acordos (Bjorklund & Pellegrini 2002). Este termo foi cunhado por Premack e Woodruff (1978), ao apresentar pesquisa com o objetivo de verificar se chimpanzés seriam capazes de atribuir estados mentais a outros. Os pesquisadores não conseguiram, então, comprovar de maneira definitiva a existência de Teoria da Mente em chimpanzés, porém este trabalho trouxe importantes avanços para os estudos sobre a cognição humana, sendo a deficiência desta capacidade uma característica encontrada em síndromes autísticas (Meltzoff & Gopnik 1993). Mais recentemente, Hare e colegas realizaram testes com chimpanzés que consideraram mais adequados para eliciar o fenômeno em questão: dois chimpanzés, um dominante e um subordinado, eram colocados juntos em um recinto com alimento distribuído em locais que variavam quanto à possibilidade de visualização pelos dois indivíduos. O chimpanzé subordinado só pegava o alimento na situação em que o dominante não podia ver. Os autores

concluíram que os chimpanzés sabem o que os outros podem ou não fazer e tomam decisões baseados nessa informação (Hare et al 2000). Chimpanzés aculturados costumam apresentar o uso de sinais humanos, como “apontar” (Tomasello et al 1993). Se os chimpanzés aprendem a fazer isso porque percebem que estão dirigindo a atenção de outro sujeito para um objeto não percebido, possuem rudimentos de Teoria da Mente, pois perceberiam que detêm conhecimento que outros não tem e que podem dirigir a atenção apontando (Bjorklund & Pellegrini 2002). Provavelmente os chimpanzés têm a flexibilidade cognitiva necessária, quando criados em ambientes humanos, para desenvolver algumas características cognitivas semelhantes às de humanos, associadas à Teoria da Mente, e que refletem pré-adaptações para a aprendizagem social (Bjorklund & Pellegrini 2002).

3.4 Percepção e Ação

Apesar do refinamento dos experimentos realizados em laboratório, os resultados obtidos podem ser sempre explicados por associação. No entanto, pode-se utilizar outro tipo de abordagem para compreender como se dá a aprendizagem de comportamentos relacionados ao mundo físico. Por exemplo, para entender de que forma ocorre a aquisição do uso de ferramentas, alguns pesquisadores vêm utilizando a teoria da Percepção e Ação. Esta abordagem considera os organismos como sistemas de desenvolvimento interagindo em níveis múltiplos que vão desde a biologia molecular do material genético e das proteínas, até a interação do organismo com o ambiente, preocupando-se em entender como a mente emerge em um indivíduo em desenvolvimento. O uso de ferramentas é visto como um fenômeno contínuo ao longo do desenvolvimento, enraizado na aprendizagem perceptual originada das ações do sujeito com os objetos (Gibson & Pick 2000; Lockman 2000 e 2006; Resende et al 2008). A teoria prevê que ações diretas sobre objetos e superfícies precedem ações

combinatórias entre objetos e superfícies, e o início do uso de ferramentas deve refletir as ações que o indivíduo executava envolvendo os objetos e as superfícies. Os aspectos temporais e espaciais da tarefa devem ser aprendidos, e também é necessário aprender a monitorar as conseqüências das ações quando há um objetivo. Para entender as origens do uso de ferramentas sob esta perspectiva é necessário analisar as rotinas exploratórias envolvendo objetos, e considerar as demandas das tarefas dentro do contexto de uso de ferramentas (Fragaszy & Cummins-Sebree 2005).

Os estudos com macacos-prego em cativeiro mostraram que, apesar de conseguirem solucionar a tarefa, os animais não parecem compreender essas propriedades. Porém, o que acontece com os animais selvagens, que usam rotineiramente ferramentas para obter alimentos? Uma pesquisa de longa duração com macacos-prego selvagens (*Cebus libidinosus*) tem sido bastante reveladora (Fragaszy et al 2004). A população estudada já estava habituada à presença de humanos e apresentava uma tradição de quebra espontânea de cocos com o uso de pedras como martelo e bigorna. Na área de estudo, situada no interior do Piauí, o tipo de pedra utilizada como martelo é rara. Portanto, os sítios de quebra de coco são limitados e conhecidos pelos pesquisadores, porque os animais voltam sempre aos mesmos locais para esta atividade. Isso possibilitou a condução de diferentes experimentos de campo.

Visalberghi et al (2009) verificaram que animais desta população, ao deparar com pedras experimentais que diferiam em aspectos ligados ao peso e friabilidade, escolhiam transportar e utilizar as pedras mais adequadas para a uma quebra de coco efetiva. Além disso, quando não era possível estipular o peso por atributos visuais, porque as pedras eram de mesmo tamanho, mas tinham densidade diferente, os macacos agiam de forma a ganhar informação que pudesse guiar a seleção (por exemplo, batendo os dedos sobre a pedra). Além disso, a escolha da pedra a ser utilizada como martelo

diferia de acordo com a dureza do fruto a ser quebrado. Isso seria uma evidência de que, assim como humanos e chimpanzés, os macacos-prego exibiriam planejamento.

Ao analisar a seqüência comportamental envolvida na quebra, Fragaszy et al (2009) verificaram que os macacos-prego posicionavam os cocos dentro das irregularidades que formam pequenas covas na superfície da bigorna (pedra utilizada como apoio). Isso diminui a possibilidade de que o coco se mova e, portanto, há uma otimização do número de golpes necessários para romper a casca do coco. Trata-se de um comportamento flexível, e muita prática é necessária para que a eficiência seja alcançada. Esses experimentos mostram que os macacos selvagens são capazes de identificar as potencialidades (*affordances*) dos objetos e ações envolvidos na tarefa de quebrar cocos. Isso contrasta com os resultados obtidos por animais de cativeiro (Visalberghi et al 2009). O animal selvagem nasce em um grupo com tradição de quebra de cocos e seu desenvolvimento ocorre em um ambiente rico em estímulos sociais e físicos relacionados a essa atividade. Macacos-prego são naturalmente curiosos e tendem a manipular bastante os objetos de seu ambiente. Apresentam uma predisposição para executar tarefas com ferramentas e são sensíveis ao reforço e à facilitação social. O efeito da experiência afeta a própria habilidade para realizar as tarefas, intensificando sua destreza por meio de aprendizagem que influencia o curso do desenvolvimento do corpo, do cérebro, dos movimentos. Nada disso ocorre em cativeiro e, portanto, os animais não apresentam desempenho semelhante em relação aos experimentos aos quais são submetidos.

4. Conclusão

O estudo da cognição animal tem progredido muito rapidamente com a multiplicação de estudos baseados em diversas disciplinas, sobre um número cada vez maior de espécies, permitindo a investigação de

questões relacionadas a mecanismos proximais, a desenvolvimento, evolução e função adaptativa. A partir dos exemplos discutidos nesse capítulo, evidencia-se que habilidades cognitivas são fruto de adaptação a problemas ecológicos enfrentados pelos organismos em seu ambiente natural, característica herdada, inata. No entanto, há forte evidência da interação entre essa capacidade inata e os efeitos de experiência e aprendizagem, levando à flexibilidade comportamental observada em muitas espécies.

5. Referências

Balda R & Kamil A. 2006. The ecology and life history of seed caching corvids. In MF Brown & RG Cook (eds.), *Animal Spatial Cognition: Comparative, Neural, and Computational Approaches.* [On-line]. Available: www.pigeon.psy.tufts.edu/asc/balda/

Barkow JH, Cosmides L & Tooby J. 1995. *The adapted mind: Evolutionary Psychology and the generation of culture.* Oxford, Oxford University Press. 688 pp.

Bjorklund DF & Pellegrini AD. 2002. *The origins of human nature: Evolutionary developmental psychology*. Washington, D.C., American Psychological Association. 444 pp.

Boesch C & Boesch H. 1983. Optimization of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. *Behavior*, 83, 265-85.

Byrne R. 2000. How monkeys find their way: leadership, coordination, and cognitive maps of African baboons. In: S Boinski & PS Garber (eds.), *On the move – how and why animals travel in groups*. Chicago, The University of Chicago Press, pp 491-518.

Clayton NS & Dickinson A. 1998. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395 (6699), 272–4.

Clayton NS & Dickinson A. 1999. Memory for the contents of caches by scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 82-91.

Darwin C. 1871/1974. *A origem do homem e a seleção sexual*. São Paulo, Hemus Livraria Editora.

Di Fiore A & Suarez SA. 2007. Route-based travel and shared routes in sympatric spider and woolly monkeys: cognitive and evolutionary implications. *Animal Cognition*, 10, 317-29.

Dyer FC. 1998. Cognitive ecology of navigation. In: R Dukas (ed.), *Cognitive Ecology*. Chicago, University of Chicago Press, pp 201-60.

Dukas R. 1998. Evolutionary ecology of learning. In: R Dukas (ed.), *Cognitive Ecology*. Chicago, University of Chicago Press, pp 129-74.

Fragaszy DM & Cummins-Sebree S. (2005). Relational spatial reasoning by a nonhuman: The example of capuchin monkeys. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 4, 282-306.

Fragaszy DM & Perry S. 2003. Towards a biology of traditions. In DM Fragaszy & S Perry (eds), *The Biology of Traditions*. Cambridge, Cambridge University Press, pp 1–32.

Fragaszy DM & Visalberghi E. 2001. Recognizing a swan: socially-based learning. *Psychologia*, 44, 82-98.

Fragaszy D, Izar P, Visalberghi E, Ottoni EB & Oliveira M. 2004. Wild capuchin monkeys use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, 64, 359–66

Fragaszy D, Pickering T, Liu Q, Izar P, Ottoni EB & Visalberghi E. 2010. Bearded capuchin monkeys' and a human's efficiency at cracking palm nuts with stone tools: field experiments. *Animal Behaviour,* 79, 321-32.

Fragaszy D & Visalberghi E. 2001. Recognizing a swan: Socially-biased learning. *Psychologia*, 44, 82-98.

Garber PA. 2000. Evidence for the use of spatial, temporal and social information by some primate foragers. In: S Boinski & PA Garber (eds.), *On the move – how and why animals travel in groups*. Chicago, The University of Chicago Press, pp 261-98.

Gibson E & Pick A. 2000. *An ecological approach to perceptual learning and development.* Oxford: Oxford University Press. 233 pp.

Hare B, Call J, Agnetta B & Tomasello M. 2000. Chimpanzees know what conspecifics do and do not see. *Animal Behaviour*, 59, 771–85.

Horner V & Whiten A. 2007. Learning from others' mistakes? Limits on understanding a trap-tube task by young chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 121, 12–21.

Hunt GR. 1996. Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature*, 379, 249-51.

Iachini T & Ruggiero G. 2006. Egocentric and allocentric spatial frames of reference: a direct measure. *Cognitive Processing*, 5, 126-7.

Janmaat KRL, Byrne RW, Zuberbuhler K. 2006. Evidence for spatial memory of fruiting states of rain forest fruit in wild ranging mangabeys. *Animal Behavior*, 71, 797–807.

Janson CH. 1998. Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behavior*, 55, 1229-43.

Janson CH. 2007. Experimental evidence for route integration and strategic planning in wild capuchin monkeys. *Animal Cognition*, 10, 341-56.

Langguth A & Alonso C. 1997. Capuchin monkeys in the Caatinga: tool use and food habits during drought. *Neotropical Primates*, 5, 77-8.

Lockman J. 2000. A perception-action perspective on tool use development. *Child Development* , 71, 137-44.

Mannu M & Ottoni EB. 2009. The enhanced tool-kit of two-groups of wild bearded capuchin monkeys in the caatinga: tool making, associative use, and secondary tools. *American Journal of Primatology*, 71, 242-51.

Matsuzawa T. 1991. Nesting cups and metatools in chimpanzees. *Behavioral and Brain Sciences*, 14, 570-1.

McGrew WC. 1992. *Chimpanzee material culture - implications for human evolution*. Cambridge University Press, Cambridge. 277 pp.

McNamara TP, Sluzenski J & Rump B. 2008. Human spatial memory and navigation. In: HL Roediger, III (ed.), *Cognitive Psychology of Memory*. Vol. 2 of *Learning and Memory: A Comprehensive Reference*, 4 vols. (J Byrne, Ed.). Oxford, Elsevier, pp 157-78.

McNamara TP, Rump B & Werner S. 2003. Egocentric and geocentric frames of reference in memory of large-scale space. *Psychonomic Bulletin & Review*, 10, 589-95.

Meltzoff A & Gopnik A. 1993. The role of imitation in understanding persons and developing a theory of mind. In: S Baron-Cohen, H Tager-Flusberg & DJ Cohen (eds.), *Understanding other minds: Perspectives from developmental cognitive neuroscience*. Nova York: Oxford University Press, pp 335-66.

Menzel CR & Beck BB. 2000. Homing and detour behavior in golden lion tamarin social groups. In: S Boinski & PA Garber (eds), *On the move: how and why animals travel in groups*. Chicago, University of Chicago Press, pp 299-326.

Normand, E. & Boesch, C. 2009. Sophisticated Euclidean maps in forest chimpanzees. *Animal Behaviour*, 77, 1195-1201

Noser R & Byrne RW. 2007a. Mental maps in chacma baboons (*Papio ursinus*): using inter-group encounters as a natural experiment. *Animal Cognition*, 10, 331-40.

Noser R & Byrne RW. 2007b. Travel routes and planning of visits to out-of-sight resources in wild chacma baboons, *Papio ursinus*. *Animal Behavior*, 73, 257-66.

Ottoni EB & Mannu M. 2001. Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology, 22*, 347-358.

Pearce J. 2008. *Animal Learning and Cognition: An Introduction*. Nova Iorque: Psychology Press. 420pp.

Poti P. 2000. Aspects of spatial cognition in capuchins (*Cebus apella*): frames of reference and scale of space. *Animal Cognition* 3, 69-77.

Poti P, Bartolommei P & Saporiti M. 2005. Landmark use by *Cebus apella*. *International Journal of Primatology,* 26, 921-48.

Premack D & Woodruff G. 1978. Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences*, 4, 515-26.

Presotto A, Izar P. 2010. Spatial reference of black capuchin monkeys in Brazilian Atlantic Forest: egocentric or allocentric? *Animal Behaviour,* 80, 125-32.

Resende BD, Fragaszy DM & Ottoni EB. 2008. Ontogeny of manipulative behavior and nut-cracking in young capuchin monkeys (*Cebus apella* spp): A perception-action perspective. *Developmental Science*, 11, 812-24.

Reznikova Z. 2007. *Animal intelligence. From individual to social cognition*. Cambridge University Press. 488 pp.

Riley JR, Greggers U, Smith AD, Reynolds DR & Menzel R. 2005. The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance. *Nature*, 435, 205-7.

Shettleworth SJ. 1998. *Cognition, Evolution, and Behavior*, 1st edition. New York: Oxford University Press. 688 pp.

Shettleworth SJ. 2010. *Cognition, Evolution, and Behavior*, 2nd edition, New York: Oxford University Press. 720 pp.

Tinbergen N. 1972. On the orientation of the digger wasp *Philanthus triangulum Fabr*. I. In: N Tinbergen (ed.), *The animal in its world*. Cambridge, MA: Harvard University Press, pp 103-27.

Tolman EC. 1948. Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55, 189–208.

Tomasello M. 2003. *Origens culturais da aquisição do conhecimento humano*. São Paulo: Martins Fontes. 342 pp.

Tomasello M & Call J. 1997. Primate Cognition. Oxford, Oxford University Press. 528 pp.

Tomasello M, Savage-Rumbaugh S & Kruger A. 1993. Imitative learning of actions on objects by children, chimpanzees and enculturated chimpanzees. *Child Development*, 64, 1688-705.

van Lawick-Goodall J. 1970. Tool-using in primates and other vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 3, 195-249.

van Schaik CP, Fox EA & Fechtman LT. 2003. Individual variation in the rate of use of tree-hole tools among wild orangutans: implications for hominin evolution. *Journal of Human Evolution*, 44, 11-23.

Visalberghi E. 1987. Acquisition of nut-cracking behavior by two capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Folia Primatologica*, 49, 168-81.

Visalberghi E, Addessi E, Truppa V, Spagnoletti N, Ottoni EB, Izar P & Fragaszy DM 2009. Selection of effective stone tools by wild bearded capuchin monkeys. *Current Biology*, 19, 213-7.

Visalberghi E, Fragaszy DM & Savage-Rumbaugh S. 1995. Performance in a tool using task by common chimpanzee (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), an orangutan (*Pongo pygmaeus*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 109, 52-60.

Visalberghi E & Limongelli L. 1996. Acting and understanding: tool use revisited through the mind of capuchin monkeys. In: A Russon, K Bard & S Parker, *Reaching into thought. The minds of the great apes*. Cambridge, Cambridge University Press, pp 57-79.

Visalberghi E & Trinca L. 1989. Tool use in capuchin monkeys: distinguishing between performing and understanding. *Primates*, 30, 511-21.

Wang RF & Spelke ES. 2002 Human spatial representation: insights from animals. *Trends in Cognitive Science*, 6, 376–82.

Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CE, Wrangham RW, Boesch C. 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399, 682–5.

Yamamoto ME. 2007. Percorrendo a história do estudo do comportamento animal: origens e influências. In: ME Yamamoto & GL Volpato, *Comportamento Animal*. Natal, Editora UFRN, pp 11-20.

Capítulo 10

COOPERAÇÃO ANIMAL

Regina H. F. Macedo

rhmacedo@unb.br

Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas

Universidade de Brasília, UNB, Brasília, DF, Brasil

INTRODUÇÃO

A palavra ‘cooperação’ é de uso freqüente em nossa sociedade, sendo o conceito considerado um dos mais relevantes quanto ao impacto que exerceu sobre a evolução da civilização humana. De acordo com o Dicionário Michaelis, *cooperar* significa “1. Operar simultaneamente; trabalhar em comum. 2. Auxiliar, ajudar”. Nessa definição estão contemplados dois itens: primeiramente, que indivíduos diferentes devem ter alguma atividade que implica em um custo (trabalhar normalmente envolve o gasto de energia); e segundo, que o benefício gerado deve beneficiar a outro indivíduo.

O estudo da cooperação remonta à antiguidade, onde Aristóteles fez a seguinte observação: “O homem é, por natureza, uma criatura social: um indivíduo que é naturalmente e não acidentalmente anti-social, ou está abaixo de nossa consideração ou é mais que humano. Sociedade é algo na natureza que precede o indivíduo. Qualquer um que, ou não consegue viver uma vida em comum ou é tão auto-suficiente para não precisar de tal, e, portanto não participar de uma sociedade, ou é uma besta ou um Deus”.(Aristóteles 328 a.C. citado em Dugatkin, 1997).

Tal afirmação assume que a cooperação envolve uma complexidade neurológica tão maciça que seria inviável sua existência em animais mais simples que o ser humano. No entanto, observações e estudos mostram-nos que a capacidade de organismos se organizarem de forma cooperativa, formando sociedades, evoluiu inúmeras vezes entre os animais.

O estudo de observações de cooperação animal é bastante antigo. A cooperação, inclusive, foi tópico de preocupação no trabalho de Charles Darwin (vide capítulo 1). Em seu livro *A Origem das Espécies*, Darwin (1859) estabeleceu a seleção natural como sendo o principal mecanismo através do qual organismos evoluem. Seleção natural, como definida por Darwin, seria um processo que produz mudanças evolutivas quando indivíduos diferem em características hereditárias, sendo essas mudanças correlacionadas com diferenças em sucesso reprodutivo. Darwin mostrou-se claramente preocupado com o conceito da cooperação e suas implicações para a teoria da seleção natural. Dedicou numerosas páginas de seu livro para a análise de características de altruísmo e cooperação exibidas por animais sociais. Sua preocupação deve-se, naturalmente, à pergunta gerada por comportamentos aparentemente altruístas: como poderiam tais comportamentos evoluir através da seleção natural, quando o indivíduo exibindo-os estaria sofrendo um custo (medido em termos de sucesso reprodutivo) ao

beneficiar outros membros do grupo? Tais questões levaram Darwin a especular que comportamentos cooperativos seriam "*uma dificuldade especial, que à primeira vista me pareceu insuperável, e na verdade fatal para toda minha teoria*".

No entanto, o próprio Darwin delineou de forma brilhante a solução para o paradoxo da cooperação, cem anos antes da magnífica contribuição de Hamilton (1963, 1964a,b). Darwin, assim como Hamilton, sugeriu que a seleção natural poderia atuar sobre a família, ao invés de sobre o indivíduo, reconhecendo assim a importância de graus de parentesco no processo seletivo.

O termo cooperação, como já mencionado, tem sido objeto de interesse e estudo há centenas de anos, em contextos dos mais variados, desde políticos, sociais, econômicos ou biológicos. Duas menções históricas relativas ao estudo da cooperação são importantes. Uma delas refere-se aos pensamentos de Peter Kropotkin, um príncipe da família real da Rússia. Kropotkin, geólogo e historiador natural, argumentava que cooperação era uma faceta comum da vida animal. Em suas freqüentes viagens pelo mundo, registrou e descreveu em detalhe muitos exemplos de cooperação, os quais reuniu em seu livro denominado *Mutual Aid* (Dugatkin, 1997).

Um segundo grande estudioso que defendeu a ubiqüidade da cooperação foi W. C. Allee, fundador do *Chicago School* de comportamento social em animais. Em sua obra ele cita trabalhos que evidenciam fascinantes efeitos benéficos da socialidade. Dugatkin (1997) menciona vários desses exemplos: (1) peixes dourados e dafnia sobrevivem em ambientes tóxicos mais tempo quando vivendo em grupos maiores; (2) sobrevivência de planárias em luz ultravioleta é função do tamanho de grupo, assim como é a taxa de crescimento *per capita* de bactérias; (3) peixes dourados crescem mais rapidamente quando em grupos; (4) anfíbios regeneram suas caudas mais rapidamente quando em grupos.

Apesar de ser evidente que a cooperação ocorre em muitas espécies e serve de base para sociedades com maior ou menor grau de complexidade, a vida social não é a regra no mundo animal. Constitui-se, de forma geral, em exceção. Antes de examinarmos as várias alternativas através das quais a cooperação pode evoluir, é interessante a análise dos custos e benefícios da sociabilidade (Tabela 1). É óbvio que, em muitos casos, a vida em sociedade ou a atividade cooperativa beneficiam os integrantes dos grupos. Exemplos clássicos desses benefícios são bastante citados na literatura.

Grupos de leões *Panthera leo* defendem melhor seus territórios de caça do que indivíduos solitários (Packer *et al.*, 1990). Corvos *Corvus corax* solitários transmitem informação sobre a localização de carcaças, que servem de alimento, para outros indivíduos não-aparentados (Heinrich & Marzluff, 1998). Tal aparente altruismo esconde uma motivação egoísta. Grupos de corvos sub-adultos formam ´gangues´ que podem enfrentar adultos territoriais que, de outra forma, não permitiriam o acesso a indivíduos solitários a carcaças dentro de seus territórios. Dentre os canídeos, muitas espécies exibem sistemas cooperativos de reprodução, onde o par reprodutivo conta com assistentes (filhotes mais antigos) para alimentar e proteger os filhotes mais novos (Moehlman, 1986).

Apesar dos muitos exemplos de benefícios oriundos da vida social, sociedades animais são relativamente raras. Por exemplo, dentre as aves, aproximadamente 220 espécies são consideradas cooperativas em sua reprodução (Brown, 1987), o que representa apenas cerca de 2% das mais de 9000 espécies de aves do mundo. Dentre os felinos, somente leões exibem características de organização social.

Para entender o porquê dessa raridade, é preciso reconhecer que a vida em sociedade é também imbuída de diversos custos ao indivíduo (Tabela 1). Na maioria das sociedades existe uma organização hierárquica, onde indivíduos dominantes exercem um monopólio de maior ou menor grau sobre recursos e/ou oportunidades reprodutivas. Em muitas aves, o controle reprodutivo ocorre através da destruição ou ejeção de ovos de subordinados em um ninho comunitário, como nos casos do "acorn woodpecker" *Melanerpes formicivorus* (Koenig *et al.*, 1995), do anu preto *Crotophaga sulcirostris* (Vehrencamp, 1977), da avestruz *Struthio camelus* (Bertram, 1979; Kimwele & Graves, 2003) e do anu branco *Guira guira* (Sick, 1997; Macedo, 1992).

O monopólio reprodutivo pode ser ainda exercido através do infanticídio, já registrado para vários primatas (Hrdy, 1979), aves (Stacey & Edwards, 1983; Macedo *et al.*, 2001) e espécies de carnívoros (Creel & Waser, 1997), entre outros. Tal monopólio, de forma mais preventiva, também pode ocorrer através da supressão reprodutiva de subordinados. Isso, às vezes, dá-se através da interferência durante a cópula ou via mecanismos endócrinos. A supressão hormonal, por exemplo, é fato conhecido em *Callithrix jacchus* (French, 1997; Alencar *et al.*, 1995) e mangustos *Helogale parvula* (Creel & Waser, 1994).

Outros custos incidem sobre os integrantes de sociedades, podendo ser diferencial ou igualitariamente distribuídos. Desses, a competição mais intensa por alimentos e o maior risco de contágio de doenças e parasitas são os mais comuns.

A EVOLUÇÃO DA COOPERAÇÃO

Até meados dos anos 60, havia entre biólogos uma crença generalizada de que os indivíduos supostamente ajudariam uns aos outros para 'o bem da espécie' ou do grupo. Essa lógica pressupõe que o mecanismo evolutivo que levaria um comportamento a se estabelecer em uma população não esteja associado às diferenças em sucesso reprodutivo entre indivíduos, mas sim às diferenças entre grupos, em termos de viabilidade através do tempo. Esse processo, denominado de 'seleção de grupo', foi formalmente disseminado por Wynne-Edwards (1962). Em seu livro ele argumenta que somente grupos (que poderiam incluir espécies inteiras) com mecanismos de regulação populacional têm potencial para sobreviver ao longo do tempo, substituindo outros grupos sem tais mecanismos. Esses mecanismos incluiriam a capacidade de indivíduos altruisticamente abdicarem de oportunidades reprodutivas para não esgotar os recursos disponíveis ao grupo como um todo. Esse argumento foi fortemente refutado por Williams (1966), que argumentou que as diferenças genéticas entre indivíduos teriam conseqüências muito mais rápidas e fortes do que os efeitos devidos a diferenças entre grupos inteiros. No entanto, existem evidências de que a seleção de grupo ocorre, mas de forma bem mais sutil e complexa do que como proposta por Wynne-Edwards. Existe um consenso geral, no presente, de que a seleção individual (também chamada de seleção Darwiniana) tem efeitos muito mais potentes sobre o repertório comportamental do que a seleção de grupo. Nesse contexto, portanto, a evolução de comportamentos cooperativos tornou-se de grande interesse teórico, pois como poderiam comportamentos altruístas evoluirem através da seleção individual?

Cabe aqui uma análise dos tipos de interações sociais possíveis e de suas potenciais conseqüências para o sucesso reprodutivo dos indivíduos envolvidos. Na Figura 1 mostro uma matriz das conseqüências para o sucesso reprodutivo de dois indivíduos interagindo. Em cada célula encontra-se o efeito positivo ou negativo para o indivíduo executando o comportamento (emissor) e aquele recebendo a ação (receptor),

e os nomes para tais interações. Na categoria egoísmo, o emissor se beneficia às custas do receptor, um comportamento tão generalizado e de fácil entendimento quanto à sua origem e evolução, que não exige grandes explicações. Já as categorias de altruísmo puro e despeito dificilmente ocorrem no mundo animal. Tais comportamentos não trazem qualquer benefício reprodutivo a seus executores e, portanto, não teriam como se fixar na população. Quando dois indivíduos interagem de forma em que ambos lucram com um efeito positivo sobre seus sucessos reprodutivos, a interação pode ser denominada de mutualismo, cooperação ou altruísmo recíproco. Aqui temos espaço para perguntar quais os mecanismos que levariam à evolução de comportamentos cooperativos, que envolvem um custo a seus executores. No caso do mutualismo ou cooperação, ambos os indivíduos estão se beneficiando com a troca de comportamentos cooperativos, algo também facilmente explicável por meio da seleção direta. Comportamentos cooperativos com benefícios mútuos incluem exemplos como a caça cooperativa em canídeos (Moehlman & Hofer, 1997), onde o dispêndio energético de cada um resulta em um bônus alimentar maior para todos do que seria possível com a caça solitária. Exemplos como esse são interessantes de serem estudados porque, apesar de superficialmente simples, existem complexidades maiores, pois sempre seria possível a um indivíduo tentar parasitar o esforço cooperativo de outro, como veremos a seguir. Outra categoria de interação comportamental de benefício mútuo é o altruísmo recíproco (Figura 1). Nesse caso, o executor concede um benefício a outro indivíduo, inicialmente sofrendo um custo, mas receberá somente mais tarde o favor recíproco do recebedor, resultando em um ganho líquido (Trivers, 1971).

Muitos dos estudos sobre a evolução da cooperação baseiam-se sobre modelos de jogos teóricos. Sem dúvida, o modelo mais utilizado para compreender-se a evolução da reciprocidade é o jogo do dilema do prisioneiro, um modelo amplamente utilizado na área da psicologia. Jogos desse tipo sugerem que a reciprocidade não deveria evoluir. O jogo básico consiste do seguinte cenário: dois indivíduos cometeram um crime e têm um pacto de não confessarem se capturados (um pacto de cooperação mútua). A polícia apreende ambos para serem interrogados em salas separadas, oferecendo a cada um a liberdade em troca da acusação do parceiro. As recompensas do jogo são:

- *T* = liberdade para aquele que aceitar a proposta da polícia e trair o companheiro

- *S* = penalidade máxima para aquele que for traído pelo parceiro enquanto mantiver o pacto de cooperação
- *R* = recompensa pela colaboração mútua de manutenção do pacto de cooperação
- *P* = punição pela traição mútua

Em um cenário onde o ranqueamento do valor das recompensas for $T > R > P > S$, a resposta comportamental ideal para o indivíduo no jogo será sempre de optar pela traição. Esse modelo, portanto, sugere que a cooperação recíproca não deveria nunca evoluir.

No entanto, casos de reciprocidade ocorrem na natureza. Aparentemente, os mecanismos que possibilitam isso são: (1) o número esperado de interações entre indivíduos, que precisa ser alto; e (2) indivíduos precisam de sistemas neurológicos suficientemente complexos para possibilitar o reconhecimento de outros indivíduos e a memória de interações passadas (Brown, 1983). Evidentemente, em espécies que atendem tais condições, é possível a ocorrência de cooperação recíproca.

A cooperação também poderia evoluir via um terceiro caminho. Existem casos em que aprentemente o executor de um comportamento tem um custo que jamais é abatido por um favor recíproco futuro. Esses casos são de especial interesse na Biologia, pois, pelo menos superficialmente, tais comportamentos seriam difíceis de evoluir por meio da seleção individual. A explicação para tais comportamentos foi delineada por Darwin (1859), como já mencionado, mas foi Hamilton quem detalhou um modelo teórico em duas publicações (Hamilton, 1964a,b) que certamente são as mais citadas na literatura de ecologia comportamental e evolutiva. Nesse modelo, ele explica como um gene para o altruísmo se espalharia na população, sem necessidade dos mecanismos sugeridos pela seleção de grupo.

Hamilton introduziu o conceito da aptidão inclusiva (*inclusive fitness*), que tem por premissa que o objetivo da reprodução é a propagação de alelos do indivíduo. Esses alelos, idênticos ao do indivíduo, podem estar presentes não só na progênie direta daquele indivíduo, mas também em seus parentes. Portanto, auxiliar indivíduos geneticamente semelhantes, sendo na forma de prole direta ou parentes, é uma maneira de replicar seus genes. O modelo de Hamilton é apresentado através de equações matemáticas bastante complexas, mas para o alívio daqueles com aversão a equações,

esses modelos podem ser bastante simplificados e expressos por uma simples equação, conhecida como a regra de Hamilton. Essa regra determina que um ato altruísta será adaptativo e o gene que o codifica aumentará em freqüência quando:

$$Br > C,$$ onde

B = benefício reprodutivo para o indivíduo receptor gerado pelo gene que codifica o comportamento cooperativo;

C = custo reprodutivo associado à expressão desse comportamento para o executor do mesmo;

r = coeficiente de parentesco entre os indivíduos que estão interagindo (probabilidade que o parente sendo ajudado partilhe o raro alelo do altruísmo).

Ou seja, o benefício tem que ser maior que o custo, levando-se em consideração o elo de parentesco entre os indivíduos. Essa regra ilustra uma simples predição quanto à possibilidade do altruísmo evoluir: quanto menor o custo para o altruísta, maior o benefício para o ajudado, e quanto maior o elo de parentesco entre os dois, mais facilmente deve ocorrer o altruísmo.

Inúmeras classes de comportamentos cooperativos já foram descritas envolvendo muitos grupos de animais. Esses exemplos encontram-se reunidos e descritos em vários livros, e a cada dia surgem novas descrições na literatura. Abaixo discuto em algum detalhe somente alguns exemplos para os vertebrados. Excluí invertebrados, onde numerosos exemplos de cooperação já foram observados. Também resolvi não discutir o exemplo fascinante dos insetos, que sozinhos merecem uma série inteira. A literatura sobre cooperação em insetos é enorme, e sobre os insetos eusociais maior ainda. Aqui faço referência, para o leitor interessado, a algumas revisões e discussões sobre a evolução da cooperação nos insetos eusociais: Hölldobler e Wilson (1990), Seeley (1985), Seger (1991) e Wilson (1971). Evidentemente, essa lista de referências é extremamente limitada, pois até mesmo a literatura a esse respeito, tanto teórica quanto empírica, ocuparia várias páginas.

REPRODUÇÃO SOCIAL

A reprodução social é um fenômeno que já foi estudado em peixes, aves e mamíferos. É um sistema que pode ser subdividido em duas categorias. Na primeira,

mais comumente denominada de reprodução cooperativa com assistentes, jovens abdicam da reprodução própria e permanecem em seus territórios de origem e ajudam os pais a cuidar de proles mais recentes; ou seja, investem na criação de irmãos. Nesse caso, os únicos a reproduzir diretamente são os membros do casal primário. Já na segunda categoria, que aqui denomino de reprodução comunitária (existem diferenças de opinião acerca da terminologia para essas categorias), vários adultos partilham de oportunidades reprodutivas dentro do grupo e a prole produzida é geneticamente heterogênea. Nesse caso, os indivíduos podem estar auxiliando filhotes que são ou não seus descendentes diretos, existindo sempre a possibilidade de que estariam dando assistência a filhotes com os quais não têm parentesco algum.

Reprodução Cooperativa com Assistentes

Sistemas de reprodução cooperativa com assistentes geram duas perguntas fundamentais (Brown, 1987): (1) por que jovens, fisiologicamente aptos para reprodução, não dispersam de seus territórios de origem? e (2) por que esses jovens que permanecem "em casa" auxiliam os pais? As respostas para essas duas perguntas aparentemente não são universais para diferentes taxa de animais, e podem até mesmo variar de espécie para espécie dentro de um mesmo grupo, pois em grande parte variam conforme as condições ecológicas e o sistema de acasalamento da espécie.

Dentre as aves, os jovens muitas vezes não dispersam devido a uma saturação de habitat apropriado para reprodução, o que reduz as chances de sucesso reprodutivo (Brown, 1987). Já para peixes, saturação de habitat parece não ser a explicação mais apropriada para a retenção de assistentes pelos pais. Taborsky (1985) mostrou que quando foi dada aos assistentes da espécie *Lamprologus brichardi* a oportunidade de sair de seus territórios de origem para ocupar áreas adequadas, preferiram permanecer em "casa". Aparentemente, a pressão de predação quando os peixes são menores, nessa e outras espécies de peixes, seria a razão seletiva mais forte que manteria o sistema de reprodução cooperativa nesse grupo (McKaye & McKaye, 1977; Taborsky 1984, 1985).

As hipóteses que explicam a evolução da ajuda proporcionada pelos jovens podem ser resumidas nas quatro descritas brevemente abaixo (veja revisão detalhada em Brown, 1987):

(1) *Seleção de parentesco* (Hamilton, 1964a,b). Essa hipótese sugere que o auxílio prestado aos descendentes indiretos (por ex., irmãos) poderia agir de forma tão crítica quanto o auxílio aos descendentes diretos (por ex., filhos). No entanto, essa hipótese seria insuficiente para explicar porque os jovens permanecem em seus territórios natais. Apesar disso, tem sido aplicada de forma indiscriminada em estudos de reprodução cooperativa. O que parece mais correto é de que a seleção de parentesco é um dos fatores importantes, dentre outros, que explica a evolução desse sistema de reprodução.

(2) *Seleção de grupo.* Apesar da seleção de grupo ter sido descartada por biólogos em muitos contextos, a distinção entre esse tipo potencial de seleção e a seleção de parentesco é possivelmente artificial (Koenig & Mumme, 1987). Dependendo do grau de diferenciação genética dentro e entre grupos, esse fator poderia atuar na evolução de sistemas de reprodução cooperativa, da mesma forma que a seleção de parentesco.

(3) *Seleção individual.* Dentro dessa proposta encontram-se várias hipóteses sugerindo que todo altruísmo exibido pelos assistentes tem por objetivo maiores ganhos em aptidão direta (*direct fitness*). Aqui seriam incluídos benefícios individuais, tais como a aquisição de experiência, elevação em status e acesso a recursos e proteção contra predação.

(4) *Reciprocidade* (Trivers, 1971). Em alguns sistemas de reprodução cooperativa em aves, os assistentes no ninho freqüentemente não são aparentados aos ninhegos; portanto a explicação para a evolução da cooperação não se enquadra dentro da seleção de parentesco. Nesses casos, ocorre uma reciprocidade, onde os ninhegos, após a saída do ninho, acompanham os assistentes para auxiliá-los em sua reprodução.

Dentre as aves, a literatura referente à cooperação reprodutiva com assistentes de ninho é prolífica, com novas espécies sendo freqüentemente incluídas na lista. Duas das melhores revisões desse assunto foram publicadas por Brown (1978, 1987) e indicam que mais de 200 espécies de aves podem ser consideradas cooperativas em sua reprodução. Enquanto que em aves, ao contrário de peixes, a saturação de habitat ou outras restrições ecológicas aparentemente são responsáveis, em grande parte, pela formação de grupos (Selander, 1964; Stacey, 1979; Koenig, 1981a,b; Emlen 1982a,b),

existe bem mais polêmica quanto à razão da ajuda desempenhada pelos jovens em seus territórios natais.

Para exemplificar o sistema de reprodução cooperativa, descrevo sucintamente os estudos sobre o corvídeo *Aphelocoma coerulescens* (*Florida scrub jay*). Essa ave é pesquisada há décadas por Glen Woolfenden, Fitzpatrick e colaboradores, em uma área de 350 a 400 ha dentro da Estação Biológica Archbold, na Flórida (Woolfenden & Fitzpatrick, 1984). A população vem sendo acompanhada desde 1969, com praticamente todos os indivíduos anilhados e com registros completos para toda a população de atividades territoriais, reprodução, dispersão e morte. Esse trabalho maciço permitiu a visualização clara de como funciona a reprodução cooperativa nessa espécie. Essa ave está restrita a um habitat bastante raro e reduzido, conhecido como *oak scrub*, uma vegetação de carvalho americano anão. Todo o habitat disponível está constantemente ocupado pela população de corvídeos, que é extraordinariamente estável de ano a ano. Cada território é ocupado por um par monogâmico de reprodutores que retém domínio de seu território por muitos anos. Os pares normalmente persistem até que um dos membros do casal morra, sendo o "divórcio" um evento raro, com incidência de apenas 5%. Ocorre um retardamento na reprodução, mesmo o jovem estando fisiologicamente apto para tanto. As fêmeas permanecem nos territórios dos pais como assistentes de ninho, tipicamente por um a dois anos, para então dispersarem e encontrarem um par e local adequados para a reprodução. Já os machos permanecem como assistentes por períodos de até seis anos. As tarefas de assistência incluem a defesa do território contra intrusos da própria espécie ou predadores e a alimentação de proles produzidas pelos pais. Freqüentemente, um dos assistentes machos mais velhos do grupo "herda" um pedaço do território dos pais e nele inicia sua própria reprodução com uma fêmea oriunda de outro território.

Em mamíferos, a lactação surge como uma restrição aos tipos de auxílio que podem ser prestados por assistentes em potencial, em comparação com as aves. Apesar de tal restrição, sistemas de reprodução cooperativa incluem muitos canídeos, calitriquídeos e roedores. O auxílio prestado pelos membros não-reprodutores (geralmente filhotes mais velhos do casal reprodutor) pode tomar várias formas. Pode incluir o transporte de filhotes, comum entre calitriquídeos (Yamamoto & Box, 1997), a partilha da caça com os filhotes (comum em canídeos), até a lactação e amamentação por fêmeas não-reprodutoras, registrado em raposas vermelhas *Vulpes vulpes* (von

Schantz, 1981) e algumas espécies de lobo (Moehlman & Hofer, 1997). A ajuda prestada por não-reprodutores a filhotes do grupo pode incluir serviços como os de "babá", já observados em mangustos (Rood, 1974, 1978): enquanto o grupo sai para forragear, um indivíduo, geralmente uma fêmea jovem, permanece com os filhotes. Essa fêmea os defende ativamente, emitindo vocalizações de alarme ou perseguindo predadores. Elefantes fêmeas dedicam boa parte de seu tempo a cuidados aloparentais, que geralmente são fornecidos por fêmeas a filhotes aparentados (Lee, 1987). Já em morcegos *Pteropus radricensis*, Kunz e Allgaier (1994) descrevem casos de fêmeas prestando assistência a outras fêmeas não aparentadas durante o processo de parto. Nesse caso, os autores sugeriram que o mecanismo evolutivo seria baseado em altruísmo recíproco, pois esses morcegos têm vida longa e vivem em grupos coesos, podendo ocorrer o reconhecimento e oportunidades de trocas de favores.

Reprodução Comunitária

A segunda categoria de reprodução social mencionada anteriormente, reprodução comunitária, tem aspectos bastante diferentes, que ocorrem como conseqüência do conflito reprodutivo no grupo. Esse conflito surge devido às divergências genéticas entre membros do grupo e prováveis restrições de recursos. Em sistemas comunitários, as oportunidades reprodutivas são divididas entre membros de um grupo cooperativo. Esses sistemas diferem do sistema cooperativo com assistentes por não ocorrer um monopólio completo da reprodução por somente um par. No entanto, a linha que separa um tipo de sistema do outro é um tanto tênue, e é mais fácil imaginar uma gradação onde, em um extremo, temos sistemas cooperativos com assistentes e completo monopólio da reprodução, e, em outro extremo, a reprodução comunitária onde todos têm as mesmas chances de obter sucesso reprodutivo (Figura 2). Dificilmente encontraremos esse último extremo na natureza, onde oportunidades reprodutivas seriam equivalentes para todos os membros do grupo. Isso porque existem muitos mecanismos comportamentais e fisiológicos para que hierarquias sejam impostas. Quando, por exemplo, os recursos ou espaço são limitados à criação de um determinado número de filhotes, surge imediatamente a questão de quem irá abdicar da própria reprodução para ajudar a criar um filhote que não será o seu, e às vezes nem remotamente aparentado.

Vários modelos teóricos tem sido desenvolvidos, simulando uma diversidade de condições ecológicas e de parentesco entre membros do grupo e visando a compreensão de até onde iriam os limites da cooperação e/ou egoísmo em sistemas comunitários. Exemplos de sistemas comunitários existem para invertebrados, peixes, aves e mamíferos, mas abaixo descrevo apenas alguns casos.

O besouro *Nicrophorus tomentosus* é um exemplo de uma espécie de reprodução comunitária. Como outros do mesmo gênero, esses besouros usam pequenas carcaças de outros animais como recurso para a reprodução (Scott, 1997). A carcaça é enterrada e as fêmeas colocam seus ovos perto da mesma. Quando as larvas eclodem, os pais se alimentam da carcaça e regurgitam os recursos para a prole, que depois também pode alimentar-se diretamente da carcaça. Dependendo do tamanho da carcaça, vários adultos tomam posse e a defendem de outros besouros. Nessa espécie, a reprodução é partilhada de forma assimétrica entre fêmeas. A fêmea dominante pode direcionar a reprodução em seu favor através de quatro mecanismos: (1) com uma postura maior do que a(s) fêmea(s) subordinada(s); (2) através da supressão ou retardamento vitelogênico da(s) fêmea(s) subordinada(s); (3) através de ovicídio; ou (4) após a eclosão dos ovos, com infanticídio discriminativo de larvas.

Em aves comunitárias com postura em um único ninho, mecanismos semelhantes são utilizados, que podem tornar a reprodução mais ou menos igualitária entre os membros de um grupo. No pica-pau *M. formicivorus*, grupos são poliginândricos (*i.e.* onde ocorre tanto a poliginia quanto a poliandria), com uma composição variada que inclui aves reprodutoras e não reprodutoras. Há grupos que contêm entre dois a quinze adultos, com média de 4,4 ± 2,4 aves (Koenig & Mumme 1987), onde até três fêmeas depositam ovos no mesmo ninho. Além disso, até quatro machos podem contribuir geneticamente para a prole. O parentesco genético nos grupos é alto para cada sexo: os reprodutores machos geralmente são irmãos ou representam um grupo de pai e filhos, sendo o mesmo é verdade para as fêmeas. Os assistentes de ninho geralmente são filhotes mais velhos do grupo. Apesar do alto grau de parentesco entre fêmeas reprodutoras, estas usam a destruição de ovos umas das outras para sincronizar a postura e também como meio de aumentar o próprio número de ovos que serão incubados (Koenig *et al.* 1995). Cerca de 38% dos ovos produzidos na população estudada foram destruídos dessa forma.

Parecido com esse sistema é o sistema comunitário exibido pelos cuculídeos da sub-família neotropical Crotophaginae. Esse grupo de aves é composto por três espécies do gênero *Crotophaga* (*C. ani*, *C. sulcirostris* e *C. major*), os anus, e uma espécie monotípica, *Guira guira*, o anu branco.

Anus do gênero *Crotophaga* são comumente vistos em grupos de até oito indivíduos, que constroem um único ninho. De forma cooperativa defendem um território, incubam os ovos e alimentam os ninhegos (Skutch, 1959; Sick, 1997). No entanto, aqui também ocorrem interações competitivas que geram desigualdades no sucesso reprodutivo. Essas desigualdades são introduzidas, por exemplo, por fêmeas que ejetam os ovos umas das outras, ou os cobrem com folhas para que não sejam incubados (Vehrencamp, 1977, 1978).

No anu branco também vemos que a cooperação convive lado a lado com competição. Nessa espécie, grupos de até quinze indivíduos defendem um território, utilizam o mesmo ninho e cooperam na incubação e criação de filhotes (Figura 3; Macedo, 1992). Essas aves têm um repertório vocal variado e complexo (Marino, 1989), que possivelmente permite uma excelente coesão do grupo durante o forrageamento e contribui para o eficiente sistema de sentinelas (observação pessoal). A reprodução é ainda mais social do que a descrita para os outros anus, pois métodos moleculares permitiram a identificação de ovos de até sete diferentes fêmeas na mesma ninhada, um número expressivamente maior do que o já registrado para as outras aves do grupo (Cariello *et al.*, 2003; Macedo *et al.*, no prelo). Nesse sistema, o fator de maior mortalidade para os ovos é a ativa ejeção dos mesmos por membros do grupo (Macedo, 1992). Depois dos filhotes eclodirem, o infanticídio por membros do grupo é responsável pela maior parte das perdas de ninhadas (Macedo *et al.*, 2001; Melo & Macedo, 1997). Diferentemente da monogamia, proposta para o anu *C. sulcirostris* por Vehrencamp (1977), o sistema de acasalamento do anu branco é um de poliginandria (Quinn *et al.*, 1994). Isso tem por conseqüência a produção de ninhadas onde existem grandes assimetrias genéticas entre filhotes e entre adultos e filhotes. Companheiros de ninho podem, potencialmente, ser irmãos, meio irmãos ou até não aparentados. Da mesma forma, os adultos podem ou não ser aparentados aos filhotes que estão ajudando a criar.

COOPERAÇÃO NA CAÇA E NO FORRAGEAMENTO

Quase qualquer organismo vivo pode servir de alimento para outro. Nesse contexto, a seleção natural atuou tanto sobre o forrageador quanto sobre seu alimento, induzindo estruturas e comportamentos para otimizar o consumo, por parte de um, e a defesa, pelo outro. A teoria de forrageamento ótimo assume que os atributos físicos e comportamentais dos organismos evoluíram de forma a permitir ao indivíduo a escolha daqueles itens de consumo que mais contribuirão para seu sucesso reprodutivo, ao menor custo possível. Ou seja, indivíduos devem preferir e utilizar estratégias para encontrar e consumir alimentos de valor calórico máximo relativo ao tempo e energia gastos no forrageamento. Esses modelos não objetivam sugerir que as estratégias de forrageamento encontradas na natureza são perfeitas, mas sim que é possível identificar as condições que determinaram a evolução de comportamentos e estratégias de forrageamento (Alcock, 1998).

Uma das estratégias utilizadas por muitas espécies é o forrageamento ou caça cooperativos. Um problema para determinar se um fenômeno seria ou não cooperativo é avaliar se a ação individual de cooperação gera um consumo maior per capita, ou se a simples presença de um grupo de indivíduos forrageando, sem qualquer ação cooperativa, gera esse mesmo beneficio. Nessa ultima categoria estaria o exemplo de gaivotas que, quando em grupos, capturam peixes mais rapidamente do que quando forrageam sozinhas (Götmark *et al.*, 1986). Os peixes, tentando fugir de uma gaivota, acabam indo parar no bico da gaivota ao lado! Nesse exemplo, no entanto, fica claro que, apesar da sociabilidade gerar um benefício aos indivíduos agrupados, possivelmente até favorecendo a formação de grupos, não ocorre um esforço cooperativo por parte de cada um. A distinção entre forrageamento cooperativo e outras formas menos complexas de agrupamentos para forragear, sugerida por Schmitt e Strand (1982), baseia-se sobre dois critérios: (1) ocorre uma divisão de tarefas durante o forrageamento; e (2) indivíduos são temporariamente comedidos e não se alimentam até que a presa esteja efetivamente incapacitada.

Esses autores sugerem que os peixes que estudaram, savelhas *Seriola lalandei*, exibem essas características necessárias. Ao caçarem cavalinhas (*Trachurus symmetricus*), que ocorrem em cardumes, as savelhas organizam-se em grupo, separam um subgrupo de presas do cardume de cavalinhas e, utilizando uma organização espacial na forma de crescente, tocam os peixes em direção à praia. Aí, então, cercam o grupo de presas, obrigando-as a se aglomerarem densamente. Uma única savelha ataca o

bando de cavalinhas, provocando uma explosão dos pequenos peixes, que caem diretamente nas bocas dos predadores ao redor.

A caça cooperativa também já foi descrita para aves e mamíferos. Observações casuais sugerem que possivelmente muitas espécies de aves de rapina utilizam a caça cooperativa. Porém, poucos estudos criteriosos já foram feitos com esse grupo de aves. O estudo de Bednarz (1988), com o gavião-asa-de-telha (*Parabuteo unicinctus*), no entanto, reúne muitos dados sobre caça cooperativa. Grupos contendo um par reprodutor e vários subadultos (prole do casal) utilizam várias diferentes táticas de caça, tais como ataques surpresa, ataques com emboscada e estratégias de revezamento, em perseguições de presas terrestres.

A caça cooperativa evoluiu em alguns membros de três famílias de carnívoros terrestres: Felidae (por ex., leões), Canidae (por ex., lobos e cães selvagens africanos), e Hyaenidae (por ex., hienas pintadas). A caça social nessas espécies permite o abate de presas que pesam de seis a doze vezes mais que um predador adulto, em comparação com espécies solitárias desses grupos, que consomem presas muito menores (Alcock, 1998). Apesar do termo "cooperação" ser aplicado à caça em grupo, estudos e modelos recentes sugerem nuances complexas no comportamento de leões engajados na caça social. O comportamento individual aparentemente varia bastante e os indivíduos usam estratégias diferentes que implicam em graus variados de gasto energético e cooperação (Schell & Packer, 1991). Ou seja, a razão custo-benefício não é equivalente para todos os membros do grupo.

A cooperação no forrageamento, ou na caça, pode ou não se basear em padrões de parentesco, dada a importância desse elemento na evolução de muitos comportamentos cooperativos. Entre primatas, por exemplo, parentesco é um dos fatores mais relevantes que influencia o estabelecimento de comportamentos sociais. No entanto, estudos recentes têm evidenciado que um elevado nível de parentesco genético não é pré-requisito absoluto para o estabelecimento de afiliações sociais. Comportamentos cooperativos observados em um estudo de chimpanzés *Pan troglodytes*, inclusive a partilha de carne obtida na caça, indicam que a escolha de parceiros sociais não se baseou sobre elos de parentesco entre indivíduos (Mitani *et al.*, 2000).

COOPERAÇÃO NA PROTEÇÃO CONTRA PREDADORES

Da mesma forma que inúmeras adaptações aumentam o sucesso na detecção e captura de presas, também evoluíram contra-adaptações por parte das presas de forma a lhes assegurar a sobrevivência. Algumas adaptações envolvem comportamentos de agrupamento que proporcionam certa medida de segurança simplesmente pela diminuição da probabilidade de predação. No entanto, são os comportamentos que envolvem custos individuais que podem ser considerados cooperativos. Abaixo descrevo algumas categorias de cooperação para defesa contra predadores.

Um dos exemplos mais curioso e bastante estudado é o de "inspeção do predador", descrito inicialmente por Pitcher *et al.* (1986) para o comportamento de peixes que deixam o abrigo de seus cardumes e se movimentam vagarosamente em direção a um predador em potencial. Esse comportamento já foi documentado pelo menos para meia dúzia de espécies e tornou-se o sistema mais utilizado para a análise experimental da reciprocidade (Dugatkin, 1997). Aparentemente, existe um custo para o indivíduo que executa tal inspeção, que aumenta à medida que ele se aproxima mais do predador e vira a presa deste (Dugatkin, 1992). Além desse custo mais óbvio, existem outros custos para o animal que inspeciona (Dugatkin, 1997), como o decréscimo no forrageamento e, caso seja uma fêmea, possibilidade de cópulas com machos satélites que aproveitam a oportunidade para assediar a fêmea enquanto essa está longe de seu cardume. Evidências experimentais mostram que os inspetores transmitem informações para o resto do cardume sobre o real perigo representado pelo predador (Magurran & Hingham, 1988). Então, o cardume adota comportamentos de evasão de predador ou volta a forragear tranqüilamente. As funções, custos e benefícios desse comportamento exibido por peixes continuam sendo objeto de muita polêmica, gerando novos estudos que visam determinar porque um indivíduo adotaria comportamento de tão alto risco e aparente altruísmo.

Uma segunda categoria de cooperação para evitar predação envolve vocalizações de alarme e a função de sentinela. Muitos animais agrupados emitem vocalizações de alarme ao avistarem um predador. Esses indivíduos (assim como os inspetores nos peixes) possivelmente pagam caro pelo comportamento, caso o predador resolva atacá-los por serem mais facilmente visualizados. Mas vocalizações de alarme permitem que o resto do grupo se afaste do predador ou se organize para algum tipo de defesa agressiva. Em algumas espécies existe evidência de que a vocalização de alarme é específica, indicando o tipo de predador avistado. Um exemplo clássico de uma

análise aprofundada dessa questão é o estudo de esquilos terrestres (*Spermophilus beldingi*), publicado por Sherman (1977). Nesse estudo, Sherman avaliou hipóteses alternativas em duas subclasses para determinar se vocalizações de alarme teriam evoluído em resposta à seleção direta (benefícios para o sucesso reprodutivo do indivíduo dando o alarme) ou seleção indireta (benefícios para o indivíduo através de sua aptidão inclusiva). Como benefícios diretos para o indivíduo, as possibilidades sugeridas foram de que: a) o alarme causaria grande confusão para o predador, e todos os esquilos, inclusive o que gerou o pandemônio, seriam beneficiados; b) o predador encerraria a tentativa de caça por saber que já teria sido avistado; c) pelo altruísmo recíproco, o indivíduo mais tarde seria beneficiado quando outros no grupo assumissem a responsabilidade de soar o alarme; d) as vocalizações de alarme serviriam para beneficiar diretamente a sobrevivência da prole do indivíduo. Já no caso da hipótese referente à seleção indireta, Sherman (1977) sugeriu que indivíduos que vocalizassem seriam aqueles com uma extensa família no local, e o alarme serviria para aumentar as chances de sobrevivência de parentes.

Sherman (1977) rapidamente eliminou várias hipóteses, pois suas observações indicaram que os indivíduos dando o alarme eram mais freqüentemente as vítimas dos predadores. Também verificou que o predador não ficava confuso ou tampouco desistia do ataque. As hipóteses de investimento parental e aptidão inclusiva têm por predição básica que fêmeas vocalizariam o alarme mais do que machos, pois nessa espécie os machos são nômades. Portanto, fêmeas teriam filhotes e parentes na colônia, e machos não. Os resultados de Sherman sustentam essas hipóteses. Fêmeas emitem vocalizações de alarme mais freqüentemente que machos. E ainda, aquelas com parentes na vizinhança próxima emitem mais vocalizações de alarme do que aquelas sem parentes na vizinhança.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, pela revisão, editoria e sugestões no manuscrito, Carlyle G. Macedo Jr.

REFERËNCIAS

Alcock J. 1998. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach.* 6ª ed. Sunderland: Sinauer Associates.

Alencar AI, Yamamoto ME, Oliveira MS, Lopes FA, Sousa MBC, Silva NG. 1995. Behavior and progesterone levels in *Callithrix jacchus* females. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 28: 591-5.

Alexander RD. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 325-83.

Bednarz JC. 1988. Cooperative hunting in Harris' hawks (*Parabuteo unicinctus*). *Science* 239: 1525-7.

Bertram BCR. 1979. Ostriches recognize their own eggs and discard others. *Nature* 279: 233-4.

Brown JL. 1978. Avian communal breeding systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 123-55.

Brown JL. 1983. Cooperation – A biologist's dilemma. pp. 1-37. *In*: Rosenblatt JS (ed.). *Advances in the Study of Behaviour.* New York: Academic Press.

Brown JL. 1987. *Helping and Communal Breeding in Birds.* Princeton: Princeton University Press.

Cariello M, Schwabl H, Lee R, Macedo RH. 2002. Individual female clutch identification through yolk protein electrophoresis in the communally-breeding guira cuckoo (*Guira guira*). *Molecular Ecology* 11: 2417-24.

Creel SR, Waser PM. 1994. Inclusive fitness and reproductive strategies in dwarf mongooses. *Behavioral Ecology* 5: 339-48.

Creel SR, Waser PM. 1997. Variation in reproductive suppression among dwarf mongooses: Interplay between mechanisms and evolution. pp. 150-70. *In*: Solomon NG, French JA (eds.). *Cooperative Breeding in Mammals.* Cambridge: Cambridge University Press.

Darwin C. 1859. *On the Origin of Species.* London: J Murray.

Dierkes P, Taborsky M, Kohler U. 1999. Reproductive parasitism of broodcare helpers in a cooperatively breeding fish. *Behavioral Ecology* 10: 510-5.

Dugatkin LA. 1992. Tendency to inspect predators predicts mortality risk in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology* 3: 124-8.

Dugatkin LA. 1997. *Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective.* Oxford: Oxford University Press.

Emlen ST. 1982a. The evolution of helping: I. An ecological constraints model. *American Naturalist* 119: 29-39.

Emlen ST. 1982b. The evolution of helping: II. The role of behavioral conflict. *American Naturalist* 119: 40-53.

Götmark F, Winkler DW, Andersson M. 1986. Flock-feeding on fish schools increases individual success in gulls. *Nature* 319: 589-91.

Hamilton WD. 1963. The evolution of altruistic behavior. *American Naturalist* 97: 354-6.

Hamilton WD. 1964a. The genetical evolution of social behaviour: 1. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16.

Hamilton WD. 1964b. The genetical evolution of social behaviour: 2. *Journal of Theoretical Biology* 7: 17-52.

Heinrich B, Marzluff J. 1998. Why ravens share. pp. 243-50. *In*: Sherman PW, Alcock J (eds.). *Exploring Animal Behavior: readings from American scientist.* 2ª ed. Sunderland: Sinauer Associates.

Hölldobler B, Wilson EO. 1990. *The Ants.* Cambridge: Harvard University Press.

Hrdy SB. 1979. Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology* 1: 13-40.

Kimwele CN, Graves JA. 2003. A molecular genetic analysis of the communal nesting of the ostrich (*Struthio camelus*). *Molecular Ecology* 12: 229-36.

Koenig WD. 1981a. Space competition in the acorn woodpecker: Power struggles in a cooperative breeder. *Animal Behviour* 29: 396-409.

Koenig WD. 1981b. Reproductive success, group size, and the evolution of cooperative breeding in the acorn woodpecker. *American Naturalist* 117: 421-43.

Koenig WD, Mumme RL. 1987. *Population Ecology of the Cooperatively Breeding Acorn Woodpecker*. Princeton: Princeton University Press.

Koenig WD, Mumme RL, Stanback MT, Pitelka FA. 1995. Patterns and consequences of egg destruction among joint-nesting acorn woodpeckers. *Animal Behaviour* 50: 607-21.

Kruuk H. 1964. Predators and anti-predator behaviour of the black-headed gull *Larus ridibundus*. *Behaviour Supplements* 11: 1-129.

Lee PC. 1987. Allomothering among African elephants. *Animal Behaviour* 35: 278-91.

Macedo RH. 1992. Reproductive patterns and social organization of the guira cuckoo (*Guira guira*) in central Brazil. *The Auk* 109: 786-99.

Macedo RH, Cariello M, Muniz L. 2001. Context and frequency of infanticide in communally breeding guira cuckoos. *The Condor* 103: 170-5.

Macedo RH, Cariello M, Graves J, Schwabl H. Reproductive partitioning in communally breeding guira cuckoos, *Guira guira*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. No prelo.

Magurran AE, Higham A. 1988. Information transfer across fish shoals under predator threat. *Ethology* 78: 153-8.

Mariño HF. 1989. *A Comunicação Sonora do Anu Branco. Avaliações Eco-etológicas e Evolutivas.* Campinas: Editora da Universidade Estadual de Campinas.

McKaye K, McKaye N. 1977. Communal care and kidnapping of young by parental cichlids. *Evolution* 31: 674-81.

Melo C, Macedo RH. 1997. Mortalidade em ninhadas de *Guira guira* (Cuculidae): Competição por recursos? *Ararajuba* 5: 45-52.

Mitani JC, Merriwether DA, Zhang C. 2000. Male affiliation, cooperation and kinship in wild chimpanzees. *Animal Behaviour* 59: 885-93.

Moehlman PD. 1986. Ecology of cooperation in canids. pp. 64-86. *In*: Rubenstein DI, Wrangham R W (eds.). *Ecological Aspects of Social Evolution. Birds and Mammals.* Princeton: Princeton University Press.

Moehlman PD, Hofer H. 1997. Cooperative breeding, reproductive suppression and body mass in canids. pp. 76-128. *In*: Solomon NG, French JA (eds.). *Cooperative Breeding in Mammals.* Cambridge: Cambridge University Press.

Packer C, Gilbert DA, Pusey AE, O´Brien SJ. 1991. A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions. *Nature* 351: 562-5.

Packer C, Scheel D, Pusey AE. 1990. Why lions form groups: Food is not enough. *American Naturalist* 136: 1-19.

Pitcher T, Green DA, Magurran AE. 1986. Dicing with death: Predator inspection behavior in minnow shoals. *Journal of Fish Biology* 28: 439-48.

Quinn JS, Macedo R, White B. 1994. Genetic relatedness of communally breeding guira cuckoos. *Animal Behaviour* 47: 515-29.

Scheel D, Packer C. 1991. Group hunting behaviour of lions: A search for cooperation. *Animal Behaviour* 41: 697-709.

Schmitt RJ, Strand SW. 1982. Cooperative foraging by yellowtail *Seriola lalandei* (Corangidae) on two species of fish prey. *Copeia* 1982: 714-7.

Scott MP. 1997. Reproductive dominance and differential ovicide in the communally breeding burying beetle *Nicrophorus tomentosus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 313-20.

Seeley TD. 1982. *Honeybee Ecology: A Study of Adaptation in Social Life.* Princeton: Princeton University Press.

Seger J. 1991. Cooperation and conflict in social insects. pp. 338-73. *In*: Krebs JR, Davies NB (eds.). *Behavioural Ecology.* Oxford: Blackwell.

Selander RK. 1964. Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*. *University of California Publications in Zoology* 74: 1-224.

Sherman PW. 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* 197: 1246-53.

Sick H. 1997. *Ornitologia Brasileira.* Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira.

Stacey PB. 1979. Habitat saturation and communal breeding in the acorn woodpecker. *Animal Behaviour* 27: 1153-66.

Stacey PB, Edwards Jr TC. 1983. Possible cases of infanticide by immigrant females in a group-breeding bird. *The Auk* 100: 731-3.

Taborsky M. 1984. Broodcare helpers in the cichlid fish *Lamprologus brichardi*: their costs and benefits. *Animal Behaviour* 32: 1236-52.

Taborsky M. 1985. Breeder-helper conflict in a cichlid fish with broodcare helpers: An experimental analysis. *Behaviour* 95: 45-75.

Trivers RL. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.

Vehrencamp SL. 1977. Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis, *Crotophaga sulcirostris*. *Science* 197: 403-5.

Vehrencamp SL. 1978. The adaptive significance of communal nesting in groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4: 1-33.

von Schantz T. 1981. Female cooperation, male competition, and dispersal in red fox *Vulpes vulpes*. *Oikos* 37: 63-8.

Williams GC. 1966. *Adaptation and Natural Selection.* Princeton: Princeton University Press.

Wilson EO. 1971. *The Insect Societies.* Cambridge: Harvard University Press.

Woolfenden GE, Fitzpatrick JW. 1984. *The Florida Scrub Jay. Demography of a Cooperative-Breeding Bird.* Princeton: Princeton University Press.

Wynne-Edwards VC. 1926. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour.* Edinburgh: Oliver & Boyd.

Yamamoto ME, Box HO. 1997. The role of non-reproductive helpers in infant care in captive *Callithrix jacchus*. *Ethology* 103: 760-71.

Tabela 1. Benefícios e custos da socialidade[1].

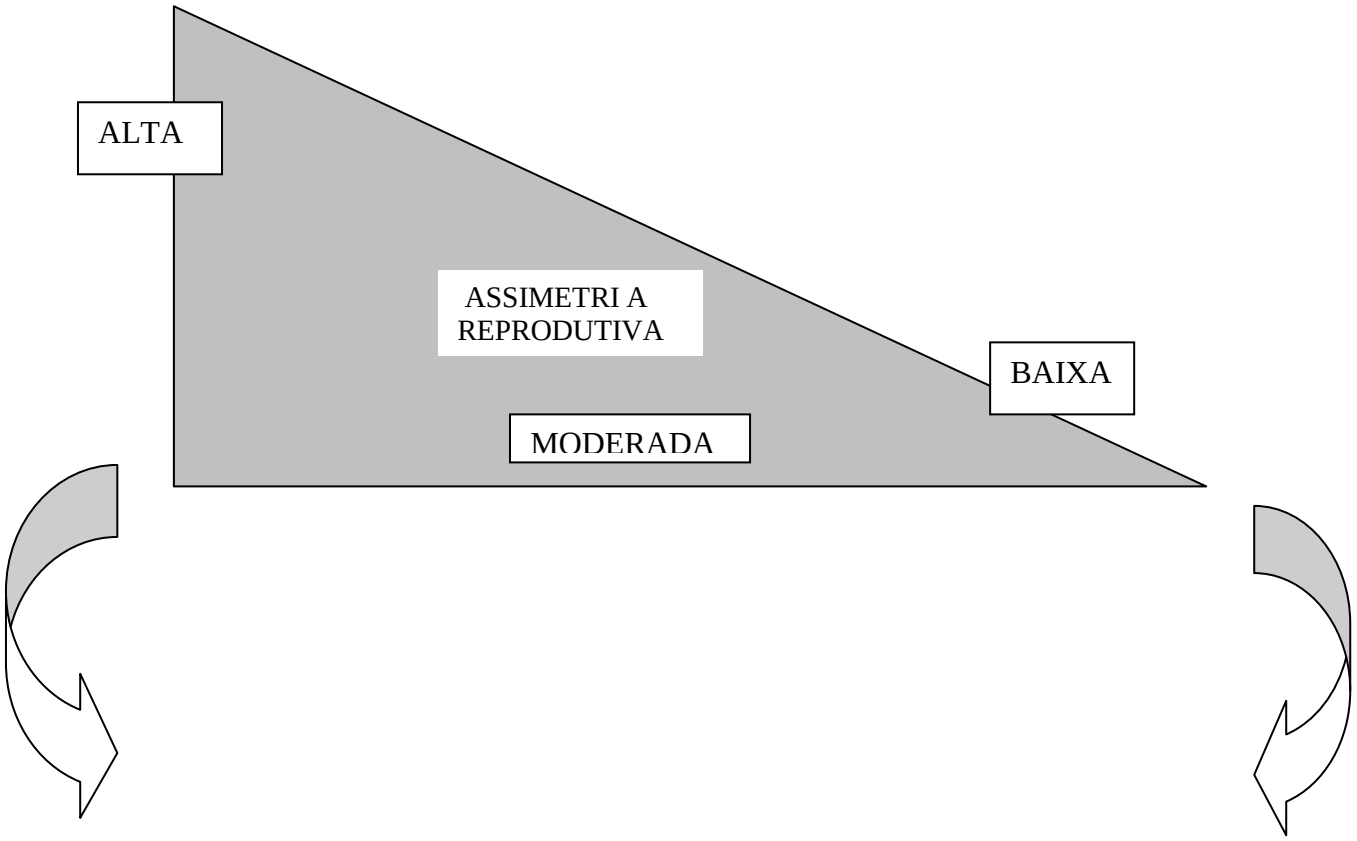
BENEFÍCIOS: 1. Melhores possibilidades de defesa contra predadores através de repulsão agressiva e efeito de diluição dentro do grupo; 2. Melhor detecção de predadores e benefícios através de sinais de alarme por membros do grupo; 3. Benefícios térmicos de agrupamento em colonias, dormitórios etc.; 4. Melhor identificação de fontes de alimento; 5. Possibilidade de caça social; 6. Melhor cuidado parental através de cooperação na incubação, alimentação e proteção contra predadores; 7. Catação cooperativa; 8. 8. Construção cooperativa de abrigo/ninho.
CUSTOS: 1. Competição dentro do grupo por alimento, parceiros sexuais, abrigo, água e outros recursos limitados no ambiente; 2. Risco de contágio de doenças e parasitas; 3. Atração de predadores; 4. Risco de cópulas extrapar; 5. Possibilidades de canibalismo de filhotes; 6. Risco de ovicídio e infanticídio gerado por disputas hierárquicas no grupo; 7. Parasitismo de cuidados parentais.

[1] Referências: Kruuk (1964), Alexander (1974), Brown (1978), Packer *et al.* (1990, 1991), Macedo *et al.* (1991), Alcock (1998), Dierkes *et al.* (1999), Koenig *et al.* (1995).

Figura 1. Matriz das conseqüências (em aptidão reprodutiva) de comportamentos para dois indivíduos interagindo, que incluem um "emissor" de um dado comportamento e um "receptor" dessa ação.

• MUTUALISMO / COOPERAÇÃO • ALTRUÍSMO RECÍPROCO • COOPERAÇÃO VIA SELEÇÃO DE PARENTESCO (+) (+)	• EGOÍSMO (+) (--)
• ALTRUÍSMO PURO (--) (+)	• DESPEITO (--) (--)

Figura 2. Gradação de sistemas reprodutivos sociais, com características típicas associadas aos extremos: alta assimetria reprodutiva e baixa assimetria reprodutiva.



- Sistemas cooperativos
- Assistentes não-reprodutores
- Monopólio reprodutivo
- Hierarquia de dominância forte

- Sistemas comunitários
- Reprodução egalitária
- Hierarquia fraca ou ausente

Figura 3. Ninho comunitário do anu branco (*Guira guira*) no período de eclosão dos ovos. Os ninhegos vocalizam intensamente para solicitar alimento dos adultos. (foto por Regina Macedo).

Capítulo 11

AGRESSÃO

Felicity Ann Huntingford

F.A.Huntingford@bio.gla.ac.uk

Division of Environmental and Evolutionary Biology, Institute of Biomedical and Life Sciences, Graham Kerr Building, University of Glasgow, Glasgow, Reino Unido

Sathyabama Chellappa

bama@dol.ufrn.br

Departamento de Oceanografia e Limnologia, Centro de Biociências
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN, Natal, RN, Brasil

O que é agressão?

A definição exata do termo "agressão" tem sido bastante discutida, mas os biólogos em geral utilizam esse termo para se referir ao comportamento de um animal capaz de desencadear dano a um outro animal. Esse dano pode ser tanto real como apenas uma ameaça, bem como pode ser físico ou psicológico, em que o objetivo-alvo da agressão é geralmente um membro da mesma espécie. Em outras palavras, a maioria dos biólogos faz uma distinção entre predação (em que um animal ataca, mata e se alimenta de um membro de outra espécie) e agressão. Essa, por sua vez, ocorre entre membros de uma mesma espécie – agressão coespecífica – ou entre membros de espécies diferentes – agressão heteroespecífica. O termo agressão, portanto, engloba um amplo espectro de comportamento, que envolve desde o ataque e a briga até a ameaça ou a submissão. Em alguns casos, esse leque de respostas é denominado comportamento agonístico.

Quais animais brigam e como fazem isso?

A agressão é bastante difundida no reino animal, em que diferentes tipos de animais podem utilizar padrões comportamentais distintos em resposta ao conflito. De um modo em geral, a agressão depende do aparato físico disponível. Muitos invertebrados simples não possuem os sistemas sensitivos e motores necessários para uma luta eficiente. Mesmo entre animais mais complexos, as características físicas podem freqüentemente restringir possíveis respostas agonísticas. Um exemplo interessante desse tipo de situação é obtido pela comparação entre cães treinados para lutas (por ex., "pit bulls") e aqueles treinados para corridas (pro ex., "greyhounds"). As especializações requeridas para uma corrida rápida e econômica podem limitar a performance da luta e vice-versa, como no caso da redução de massa muscular distal nas extremidades em algumas espécies (Pasi & Carrier, 2003). As brigas também dependem do tipo de vida dos animais. Animais de florestas densas ou de águas turvas provavelmente utilizam diferentes tipos de exibições agonísticas se comparados com aqueles que vivem em ambientes abertos; por exemplo, pistas auditivas, elétricas e químicas, ao invés de sinais visuais. O desenvolvimento de um aparato mais pesado em aves é restringido pelo fato de o ar não ser um meio denso e pela necessidade de direcionamento dessas espécies. Os encontros agressivos entre aves geralmente ocorrem

no solo, sendo pontuados por lutas curtas, o que contrasta com a natureza contínua de lutas dos peixes, que vivem em um meio bem mais denso.

Diversos tipos de estruturas presentes em animais, como as usadas na alimentação de filhotes, na locomoção, no cavar ou na desova, são utilizados como armas para brigas entre rivais. Como exemplos, podem ser citados os dentes afiados dos babuínos, as grandes presas de alguns camarões, as extremidades afiadas dos lagartos, o polegar em forma de lâmina do sapo gladiador macho, as grandes modificações do aparato bucal das formigas guerreiras, entre outros. De um modo em geral, as armas utilizadas pelos animais tornam-se mais sofisticadas com o desenvolvimento de substâncias químicas irritantes ou tóxicas, como é o caso do ferrão das abelhas. Em outros casos, os aparatos físicos desenvolvidos são estruturas especializadas utilizadas apenas em contextos agonísticos, como os chifres e as garras.

Padrões de luta: exibições, escaladas e danos

Os resultados finais das lutas entre os animais são muito similares, apesar dos diferentes movimentos que apresentam. Como conseqüência, podem ser observadas estratégias alternativas visando recursos, hierarquias de dominância, territorialidade e guarda de parceiros sexuais em animais tão distintos quanto camarões e macacos. Esses fenômenos serão discutidos com detalhes mais à frente.

Uma outra característica presente em lutas entre animais é o aumento da intensidade destas à medida que o encontro entre estes animais progride. As lutas são iniciadas com movimentos energeticamente econômicos ou demonstrações de agressividade feitas à distância e com pouca probabilidade de desencadearem o ataque propriamente dito. Posteriormente, ocorrem padrões de comportamentos energeticamente mais dispendiosos e que envolvem contato sem desencadeamento de dano físico. Nesse caso, podem ser citadas as lutas de caudas ou os empurrões nos peixes ciclídeos. Finalmente, pode-se chegar a um estágio em que ocorrem ações energeticamente mais intensas e mais perigosas, como mordidas, chutes ou outros ataques. O aumento progressivo da intensidade de luta é descrito como escalada. Em alguns casos, as lutas são intensas desde o início, decrescendo gradualmente até se transformarem em ameaças. Os conflitos podem ser resolvidos quando um participante se retrai em qualquer ponto da seqüência na escalada**.**

As ações de baixo impacto existentes no início da luta geralmente levam a um aumento do tamanho aparente dos animais envolvidos, como o eriçamento dos opérculos em peixes, o achatamento e o alongamento da extensão do corpo em lagartos, o aumento do volume do corpo em aves etc. Da mesma forma, pode ocorrer a exposição das armas dos animais, como no caso do alargamento das pinças em crustáceos e das posturas de abertura da boca em iguanas. Quando o contato físico ocorre durante a fase da luta sem danos, são observados empurrões, pegas ou brigas de cauda. As interações desta natureza garantem que os oponentes avaliem sua força, o que permite que o animal mais fraco desista da luta nesse momento. O comportamento apresentado pelo animal perdedor, após se retirar da luta, tende a reduzir seu tamanho aparente (salamandras achatam-se ao chão) e ocultar suas armas (por ex., os caranguejos dobram suas pinças, escondendo-as).

O rico repertório de ameaças e submissões vigentes em varias espécies, bem como o fato das disputas serem encerradas majoritariamente sem danos, sugeriam que as lutas entre animais consistiam em demonstrações inofensivas de força (Eibl-Eibesfeldt, 1961; Lorenz, 1966). Entretanto, as lutas entre membros de uma mesma espécie freqüentemente aumentam de intensidade, com o uso eficiente de armas que acarretam danos e até morte. Os animais podem matar acidentalmente membros da mesma espécie, sendo os danos e as mortes mais freqüentes quando as lutas ocorrem por motivos importantes, como nas disputas por fêmeas receptivas. Um exemplo de danos e mortes ocorre nas lutas de sapos machos por parceiras sexuais, em que sapos fêmeas presentes entre eles morrem acidentalmente. Outro exemplo são os filhotes de elefantes marinhos esmagados por grandes machos que lutam entre si por parceiras. Assim, apesar da acepção amplamente divulgada de que a agressão entre animais consiste em meras trocas de sinais, lutas ferozes, danos e mortes são características comuns entre membros da mesma espécie.

Agressão contexto-específico: dominância e territorialidade

Uma razão para que as lutas não sejam tão comuns é que os animais freqüentemente adaptam a forma e a intensidade de suas respostas agonísticas ao contexto em que ocorre um encontro com um antagonista. Caso a modificação dependa do resultado de encontros prévios em um mesmo grupo de oponentes, o resultado é

dominância. Assim, quando dois oponentes se encontram com freqüência, o subordinado, tendo em vista suas derrotas em encontros prévios, retrai-se em resposta à simples aproximação do individuo dominante. Em animais que vivem em grupo, os encontros ocorrem dentro de uma teia intrincada de interações sociais, com alguns se destacando como superiores em relação aos demais. Por conseqüência, surge um sistema de organização linear ou hierarquia da dominância, sintetizadores do padrão de relações agonísticas presente no grupo. Na maioria dos casos, os animais dominantes têm prioridade no acesso de recursos limitados, como abrigos, alimentos, água, cópulas, entre outros.

As relações de dominância-subordinação podem ser vistas em diversos animais, desde baratas e lagostas até lobos e chimpanzés, apesar de haver diferenças nos mecanismos intrínsecos nessas relações. Em alguns casos, as relações estáveis de dominância decorrem do animal dominante ser maior, o que é averiguado pelo subordinado a cada novo encontro. Em outros casos, as vitórias freqüentes modificam o comportamento, com os vencedores apresentando um comportamento mais agressivo, aproximando-se mais prontamente do rival. Os possíveis oponentes conseguem detectar esse padrão a cada encontro, submetendo-se sem luta. Finalmente, alguns animais podem se reconhecer mutuamente e utilizar a experiência de encontros prévios com indivíduos específicos com o intuito de obter uma avaliação direta de suas habilidades para a luta. Caso os encontros prévios tenham levado à derrota, o animal geralmente se submete ao vencedor (Chase et al. 2002).

A territorialidade ocorre quando animais ajustam seus comportamentos de luta a sua posição no espaço, defendendo assim uma área especifica. Este padrão de comportamento é bastante difundido entre os animais (Huntingford & Turner, 1987). O esgana-gatas macho, durante o período reprodutivo, restringe suas atividades a áreas particulares, perseguindo quaisquer machos até as margens dessas áreas, por meio de exibições e de ataque de forma combinada (Tinbergen, 1951, Chellappa et al., 1999a). Esse padrão consiste no território clássico, que é uma área fixa do qual outros animais (especialmente rivais na obtenção de recursos) são expulsos mediante algum tipo de comportamento agonístico. O esgana-gatas macho defende um território no qual constrói um ninho, corteja as fêmeas e cria os filhotes. Em outras espécies, os territórios defendidos permitem a obtenção de alimentos (como no caso dos beija-flores) e de abrigo ou de parceiros (como nos camarões e peixes ciclídeos). Dependendo da espécie, os territórios podem ser mantidos por diferentes períodos, desde algumas horas até o

ano todo. Podem ser citados os territórios destinados ao acasalamento (como em alguns pássaros) e à alimentação dos filhotes (na migração dos beija-flores). Em peixes-donzela a defesa do território se estende ao longo do ano. Deve ser salientado que os territórios podem ser defendidos por um único individuo (como as libélulas), por um casal de parceiros sexuais (como os gibões e alguns peixes ciclídeos) ou por um grupo de animais (como chacais e formigas).

Formas alternativas de vencer as lutas

Em algumas espécies, a presença de membros agressivos e fortes impede que os demais membros tenham acesso aos recursos limitados. Em decorrência disso, os animais excluídos podem usar várias táticas a fim de ganhar uma parte dos recursos que lhes foram negados (Krebs & Davies 1996). Os animais sem território podem habitar, de forma tolerada ou até valorizada, os territórios pertencentes a outros mais bem sucedidos. Os peixes-donzela, desde que permaneçam estáveis e dominantes, ignoram rivais presentes em seus territórios. Ao jovem macho iguana é permitida a presença em territórios de machos em período reprodutivo, desde que não disputem a fêmeas. Outro exemplo é o caso de alguns pássaros satélites que ajudam a defender o território que habitam. Alternativamente, os animais sem território podem despender a maior parte do tempo nas margens do território de outro animal, explorando os recursos presentes nessa região sem serem percebidos. Algumas espécies de beija-flor subordinadas se alimentam em territórios de espécies dominantes, de forma sorrateira, durante o amanhecer e o anoitecer. Alguns sapos machos podem, por ex., interceptar as fêmeas à medida que estas se locomovem em direção ao território do macho dominante. Em casos extremos, o uso de estratégias alternativas de competição pode estar associado a diferenças morfológicas, como é o caso das lutas por fêmeas em besouros com chifres, enquanto indivíduos desprovidos de chifres furtivamente as conseguem (Simmons et al., 1999).

Em alguns casos, o mesmo animal pode utilizar diferentes estratégias na obtenção de recursos em diversas circunstâncias, como é o caso de sapos que, em período reprodutivo, alternam entre a sinalização (por vocalização) e o "sneaking" em segundos. Paralelamente, outros animais podem mudar de estratégias à medida que vão envelhecendo. Como exemplo, citamos o caso de veados machos jovens que conseguem

fertilizações com comportamento de “sneaking”, enquanto os machos mais velhos lutam pelas fêmeas. Por fim, em alguns casos, a mesma estratégia é utilizada ao longo da vida do animal, como em besouros estercoreiros.

Questões sobre a agressão de animais

Quando se indaga sobre por que os animais lutam, pode-se procurar respostas para quatro questões diferentes (Tinbergen, 1951). Uma questão pode ser “Quais são os mecanismos que levam um animal a lutar num dado momento?”. Em outras palavras, a questão pondera sobre as causas da agressão. Por um lado, a indagação pode ser “Como os genes e as influências do ambiente interagiram de forma a produzir em um animal adulto determinado padrão de luta?”. O questionamento nesse caso remete a questões sobre o desenvolvimento da agressão. Uma outra questão relevante pode ser “De que forma as lutas influenciam na aptidão darwiniana dos animais em questão?”, cuja indagação se relaciona às funções adaptativas da agressão. Finalmente, uma outra questão pode ser “Qual é a história filogenética de um comportamento de luta apresentado por determinada espécie?”. Esta pergunta está relacionada diretamente com a evolução do comportamento de luta. Uma compreensão completa sobre a biologia da agressão requer respostas às quatro questões assinaladas. As seções a seguir mostram, de forma breve, selecionada e sob essas quatro perspectivas, uma compreensão atual sobre o porquê de animais lutarem.

A Maquinaria da agressão

A agressão é complexa e espécie-específica, sendo os mecanismos geradores deste comportamento igualmente complexos e variáveis no reino animal. Assim, é difícil elucidar um porquê sobre as causas da agressão. No entanto, há algumas importantes generalizações e alguns casos em que as causas da agressão são bem compreendidas.

As lutas e seus tipos exibidos entre os animais, em quaisquer momentos, dependem da interação dinâmica entre os estímulos externos que atuam sobre estes, além das condições internas dos animais. Dependendo da espécie, a agressão pode ser

induzida ou suprimida por pistas visuais, olfatórias, auditivas, mecânicas, elétricas ou pela combinação de algumas dessas. Por ex., o ataque de um esgana-gatas macho dominante sobre um coespecífico é desencadeado pelo peito avermelhado do rival, até o ponto em que este começa a ser inibido, especialmente se o invasor for grande e luzente (Rowland et al. 1995). A agressão em camundongos adultos machos, por sua vez, é desencadeada por substâncias químicas derivadas de hormônios presentes na urina de outros camundongos machos adultos, mas suprimidos se essas substâncias estiverem em fêmeas adultas (Haug & Brain, 1979; Mugford & Nowell, 1970).

As gravações de melodias espécie-específicas tocadas em um território destinado à reprodução de alguns pássaros desencadeia o ataque por parte de aves que habitam esse lugar. Entretanto, essas gravações detêm a intrusão por parte de outros pássaros (Searcy & Nowicki, 2000). Um outro exemplo é o caso do som emitido por veados adultos que resulta na retirada do rival (Clutton-Brock & Albon, 1979). Durante as lutas pelas conchas em que vivem, um tipo de caranguejo (*Pagurus bernhardus*) golpeia com sua própria concha a do animal rival. Dependendo do tamanho do caranguejo que ataca e da força dos golpes contra a concha, este estímulo tátil pode levar o animal atacado a soltar sua concha, cedendo-a ao atacante (Elwood & Briffa 2001). Por sua vez, no peixe elétrico *Gymnotus carapo,* os pulsos elétricos gerados artificialmente e que mimetizam uma descarga elétrica sustentada do macho, provocam ataque por parte de outros machos (Black-Cleworth 1970).

As pistas que promovem ou inibem a agressão em determinadas espécies não são arbitrárias. Ao invés disso, são exatamente elas que garantem que o ataque seja direcionado aos alvos apropriados e que afastam da luta os combatentes potencialmente mais fortes. Dessa forma, em muitas espécies, cujos machos em período reprodutivo lutam por fêmeas, as pistas sinalizadoras da presença de outros machos adultos rivais da mesma espécie (como cheiros e melodias) podem desencadear o ataque. Os membros da mesma espécie que não são familiares (sendo assim mais perigosos) são reconhecidos e atacados vigorosamente em várias espécies. Por exemplo, os lagartos machos (*Podarcis hispanica)* podem reconhecer cheiros de invasores familiares, que são menos atacados que os invasores cujo cheiro não seja familiar (Lopez & Martin 2002). Da mesma forma, os oponentes fortes (como os veados adultos que podem emitir sons por um longo período) são evitados ao invés de atacados (Krebs & Davies, 1996).

A resposta dos animais a tais pistas é variável, tanto individualmente como entre si. Alguns indivíduos são consistentemente mais agressivos que outros da mesma

espécie (Huntingford & Turner, 1987). Em camundongos machos, advindos de uma população selvagem, um invasor territorial é atacado rapidamente. Nesse contexto, foi observado que a agressividade varia marcadamente entre os machos (Benus, 1988). Igualmente, em determinadas situações, o ataque de um indivíduo ao rival pode exibir pouca agressividade (Huntingford & Turner, 1987). Tais diferenças na responsividade ao ataque e ao desencadeamento de estímulo devem resultar das diferenças existentes entre os próprios animais envolvidos.

Os processos internos moduladores de respostas agressivas podem ser descritos e estudados em diferentes níveis. Em estágios anteriores de investigações, ou em espécies pouco manipuláveis experimentalmente, foram delineadas algumas conclusões obtidas mediante estudos sobre mudanças comportamentais relacionadas ao tempo ou às variações entre indivíduos. Em outros casos, as diferenças na agressividade estão relacionadas ao estado fisiológico dos animais, tais como o aparato respiratório, os níveis sangüíneos de hormônios e a atividade neurológica. Nesta seção são dados alguns exemplos de cada tipo de estudo.

Durante as lutas por conchas entre caranguejos eremitas, tanto os índices de batidas de conchas quanto o vigor dessas batidas diminuem à medida que a luta progride. Isso está relacionado à maior prontidão em abandonar a luta, em resposta a um estímulo novo e potencialmente perigoso (Elwood et al., 1998; Briffa & Elwood, 2000). Nesse caso, a mudança no comportamento agressivo pode ser descrita e explicada pelo comportamento, por meio das flutuações dos motivos de ataque. Do ponto de vista fisiológico, os níveis de lactato em circulação (um produto da respiração anaeróbica) e de glicose (liberado pela mobilização do glicogênio) aumentam no caranguejo dominante, à medida que esse realiza mais batidas de concha. Acredita-se que isso seja diretamente responsável pela diminuição dos índices e do vigor das batidas de concha que ocorrem durante a luta (Briffa & Elwood, 2001). Em virtude das demonstrações de ameaças serem energeticamente dispendiosas (como as batidas de conchas dos caranguejos eremitas), essas atuam como sinais eficientes. Deve-se ressaltar que essas demonstrações fornecem informações importantes sobre a capacidade de resistência e de força do animal em ataque (Briffa et al., 2003; Brandt, 2003).

As mudanças nos níveis circulatórios dos produtos decorrentes da respiração não causam alterações diretas na agressividade, exercendo, no entanto, seus efeitos sobre os sistemas neuro-endócrinos que controlam este comportamento. Esses sistemas têm sido estudados com considerável detalhe em crustáceos de grande porte, como as lagostas.

Nesses animais as lutas são geralmente bastante agressivas e complexas, com relações evidentes de dominância e subordinação. A identificação dos sistemas neurais moduladores do comportamento agressivo tem apresentado um progresso considerável. Paralelamente, há um progresso na caracterização do papel de substâncias neuroquímicas secretadas pelo cérebro e geradoras de diferenças na agressividade. Por exemplo, um sistema de neurônios que secreta serontonina (neurônios serotoninérgicos) foi mapeado no sistema nervoso central da lagosta, havendo interação com neurônios motores implicados nas posturas agressivas e em outros padrões de comportamento agonístico (Kravitz, 2000). Quando se aumenta experimentalmente o nível de serotonina, há agressividade em lagostas subordinadas (Panksepp et al, 2003). Assim, é especulado que a diferença da agressividade das relações de dominância-subordinação pode ser desencadeada por mudanças na atividade do sistema serototinérgico.

Há uma vasta literatura sobre os sistemas fisiológicos hormonal e neural norteadores do comportamento agressivo em vertebrados (Nelson, 2000). Esses mecanismos são complexos e os detalhes variam conforme a espécie, apesar de algumas generalizações serem possíveis. Primeiramente, em várias espécies de animais adultos há uma evidente relação entre os níveis de andrógenos circulantes (hormônios sexuais masculinos) e a agressão. Em algumas espécies, cujas lutas mais drásticas são decorrentes da luta de machos para ter acesso às parceiras, a associação com os andrógenos é bastante evidente. Assim, a agressividade varia conforme os níveis de andrógenos, sendo a castração um meio capaz de tornar os machos menos agressivos. Ao se fazer uma reposição hormonal de andrógenos, o padrão de comportamento agressivo é reiniciado. Esta relação é agravada pelo fato dos efeitos da agressividade decorrente dos níveis de andrógenos poderem ser mascarados por fatores sociais. Este último ocorre principalmente em primatas, que possuem cérebros maiores e sistemas sociais complexos (Gordon et al., 1979). As lutas têm efeitos marcantes e drásticos sobre os níveis circulatórios de andrógenos, o que torna a relação hormônio-agressão uma via de mão dupla (Wingfield, 1985; Yang & Wilczynski, 2002). Paralelamente, outros hormônios, como o cortisol, também modulam o comportamento agressivo (Breuner & Wingfield, 2000).

Apesar das diversas complicações presentes, as diferenças intra-específicas na agressividade podem freqüentemente ser decorrentes das variações na atividade hormonal. Em diversas espécies de peixes machos, os níveis de 11-cetotestosterona (uma potente andrógeno em peixes) são elevados nos machos territoriais em relação aos

invasores (Brantley et al., 1993). No caso do camundongo, os machos agressivos possuem níveis basais de testosterona mais elevados do que os não-agressivos, além de apresentarem níveis mais baixos de cortisol (Koolhaas et al., 1999).

Os hormônios, além de produtos da respiração(?), exercem influência sobre a agressão mediante um conjunto de estruturas complexas e pelo sistema nervoso central. Dentre as regiões cerebrais relacionadas ao controle da agressividade entre machos rivais em camundongos e ratos (Nelson, 2000), estão os centros geradores de movimento, o hipotálamo ventro-medial e lateral, na região septal, e as áreas pré-opticas. Esta última deve estar intacta para que ocorra a expressão espontânea da agressão em diversos vertebrados, como peixes e macacos resos. Outra região cerebral envolvida é a amígdala, pois a agressão territorial é marcadamente reduzida em ratos com lesões no núcleo cortico-medial do hipotálamo. Neste caso, os mamíferos de várias espécies ficam hiperativos e, às vezes, mais agressivos após lesão nessa região. Algumas dessas áreas estão envolvidas com os efeitos intrínsecos da agressão, enquanto outras se relacionam aos efeitos mais gerais da agressividade e a outros aspectos comportamentais, como a reatividade. Muitas dessas regiões cerebrais, como o hipotálamo e as áreas pré-ópticas, possuem receptores para hormônios esteróides, com suas atividades moduladas pelos níveis de andrógeno na circulação. Os camundongos agressivos e os não-agressivos possuem padrões distintos de elevação de andrógeno em diversas partes do cérebro. Por exemplo, os machos não-agressivos têm níveis altos de atividade da aromatase (responsável pela conversão de testosterona em estrógeno no sistema nervoso central) nas regiões pré-ópticas. Quando comparadas aos machos agressivos, possuem mais atividade de aromatase, possivelmente devido aos machos não-agressivos apresentarem menores níveis de testosterona na circulação (Compaan, 1993).

Vários neuro-hormônios, como as bioaminas, modulam a agressão, tanto em invertebrados quanto em vertebrados. Por exemplo, injeções de noradrenalina e dopamina aumentam os níveis de agressividade, enquanto injeções de 5-hidróxi-triptofano (ou serotonina) os reduzem. Os níveis dessas mesmas substâncias químicas também podem ser alterados em decorrência da participação em lutas. Como exemplo, os animais subordinados de um grupo ou os que perdem uma luta têm maiores níveis absolutos de serotonina cerebral em diversas espécies de vertebrados, incluindo peixes (Maler & Ellis, 1987; Winberg & Nilsson, 1983), ratos (Blanchard et al., 1991) e macacos (Reisner et al., 1996). Como o efeito de inibição-agressão da serotonina é

difundido em vertebrados, parece ser um mecanismo evolutivo que faz com que os indivíduos cujas competições são menos eficazes não participem em lutas desnecessárias.

Desenvolvimento da agressão

O comportamento agressivo observado em animais adultos é desenvolvido de forma espécie-específica e flexível. Isso ocorre por meio de uma interação contínua entre os genes, herdados dos pais, e o ambiente social e não-social em que os animais se desenvolvem. De um modo em geral, os padrões motores espécie-específicos, utilizados pelos animais durante as lutas, são relativamente resistentes às modificações impostas pelo ambiente. No entanto, é salientado que os padrões motores existentes nas lutas são desenvolvidos de uma forma mais flexível, conforme o modo, o porquê e a prontidão com que os animais reagem nos embates (Huntingford, 1984).

Os padrões de comportamento, coordenados e complexos, observados nas lutas aumentam gradualmente durante o desenvolvimento, a partir de movimentos sem coordenação de animais bastante jovens ou por padrões de comportamento usados em outros contextos. Por exemplo, os movimentos dos membros inferiores utilizados nos pulos de jovens aves selvagens são transformados em movimentos de chutes agressivos, quando elas se tornam adultas e participantes de embates (Kruijt, 1964). Após o surgimento de ações agressivas nos animais em desenvolvimento, suas formas e freqüências possivelmente variam consoante ao amadurecimento.

Alguns desses processos são hormonais e têm efeitos sobre a agressão em animais adultos e sobre a agressividade mediante ações ao longo do desenvolvimento. Assim, em certos vertebrados (Huntingford & Turner, 1987; Nelson, 2000), a exposição a andrógenos num estágio critico do desenvolvimento pode afetar os sistemas neurais, com possíveis diferenças na agressividade entre os sexos. Por exemplo, pássaros zebras fêmeas jovens desenvolvem sistemas neurais que originam um canto semelhante ao dos machos, quando expostas experimentalmente a andrógenos durante o desenvolvimento (Gurney & Konishi, 1980). Paralelamente, a exposição a andrógenos pode acarretar variações na agressividade em indivíduos do mesmo sexo. Como exemplo, fêmeas de camundongos, em contato com dois machos durante o desenvolvimento no útero

materno, apresentam níveis elevados de andrógenos, resultando em adultos mais agressivos (Von Saal, 1983).

Em alguns casos, os efeitos desse hormônio são responsáveis pelo desenvolvimento de machos que adotam estratégias alternativas de acasalamento. Por exemplo, no peixe *Poricthys notatus,* a maioria dos machos (denominados machos tipo I) utiliza cantos agressivos, originados pela vibração da bexiga natatória. A produção de cantos tem por objetivo defender o território em que constroem ninhos, cortejam fêmeas e cuidam da prole. Um outro tipo de macho reprodutivamente ativo (denominado macho tipo II) apresenta corpo menor, sem produção de cantos nem defesa de territórios, mas consegue fertilizações com comportamentos furtivos nos ninhos de machos tipo I. Essas diferenças são fixas ao longo do desenvolvimento, de forma que o macho tipo II nunca defende um território, e vice-versa. Os machos adultos tipo I e II diferem drasticamente quanto ao desenvolvimento dos músculos que vibram a bexiga natatória, aos neurônios motores que ativam esses músculos e aos núcleos de estruturas cerebrais responsáveis pelo controle da ativação desses neurônios. As diferenças de estrutura e comportamento decorrem de o macho tipo I secretar testosterona quando é imaturo e apresentar rápido crescimento num período critico. Os machos tipo II não apresentam a mesma secreção de andrógeno, o que resulta em um menor desenvolvimento dos sistemas neurais e motores (Bass, 1992). Em lagartos que habitam árvores, a exposição precoce aos andrógenos acarreta o desenvolvimento de machos com morfotipos mais agressivos (Moore et al, 1998).

Os eventos endócrinos precoces não são fixos, mas dependem de várias influências ambientais atuando sobre o animal em desenvolvimento. Algumas influências sobre o desencadeamento da agressividade surgem do ambiente não-social. Por exemplo, breves períodos de alimentação inadequada durante o desenvolvimento tornam camundongos machos mais agressivos quando adultos (Tonkiss & Smart, 1982), o mesmo ocorrendo em ratos jovens que tiveram a oportunidade de cavar tocas (Nikoletseas & Lore, 1981). Uma outra influência importante na agressividade vem das interações sociais com coespecíficos, principalmente com os pais. Os filhotes de galinhas cuidados pelos pais são comparativamente menos agressivos em relação aos que não tiveram esses cuidados (Falt, 1978). Similarmente, camundongos machos que tiveram cuidado parental são relativamente menos agressivos se comparados a outros machos (Marler et al., 2003). Em alguns tipos de macacos jovens, o apoio materno auxilia na determinação da posição social (Horrocks & Hunte, 1984). As experiências

diretas de perdas ou ganhos em lutas influenciam o desenvolvimento da agressão em animais jovens, modulando a agressividade dos adultos de várias espécies, como lesmas (Zack, 1975), peixes e camundongos (Lagerspetz, 1979).

Evidências de diferentes tipos têm demonstrado diferenças herdadas na agressividade entre membros da uma mesma espécie. Essas incluem o cruzamento entre indivíduos com diferentes comportamentos, a comparação com animais de linhagens congênitas, a reprodução seletiva para agressividade e o mapeamento quantitativo do comportamento analisado mediante modernas ferramentas moleculares. As espécies usadas nesses estudos variam, sendo usadas lagostas (Finley & Hayley, 1983), galos silvestres (Moss et al, 1982), cães (Fox, 1978), camundongos machos (Benus et al, 1991), entre outras. A reprodução seletiva de dois extremos da distribuição de agressividade em machos selvagens resultou em uma diferença marcada e continuada de agressividade entre as linhagens agressivas e não-agressivas, mesmo em filhotes criados por pais adotivos. Isso evidencia que as diferenças de comportamento de uma população original são causadas em parte por variações genéticas. Um complexo programa de cruzamentos entre as linhagens agressivas e não-agressivas demonstra que as diferenças de agressão entre duas linhagens dependem dos elementos do cromossomo Y, com ênfase à parte pseudoautossômica (Sluijter, 1994).

A ecologia da agressão

Os vencedores de lutas são freqüentemente capazes de se apropriar de algum recurso, seja alimento (como os beija-flores), abrigos (como os caranguejos eremitas), parceiros sexuais (diversas espécies), ou vários recursos simultaneamente. Uma resposta funcional a indagação: "Por que os animais lutam?" pode ser facilmente fornecida. Lutam para obter um ganho preferencial ou o acesso exclusivo a recursos limitados. Então, surge uma questão diferente: "Tendo em vista que os vencedores ganham recursos valiosos, por que os animais não lutam de forma igualmente agressiva?". A resposta vem do fato das lutas envolverem custos e benefícios potencialmente significantes e que devem ser avaliados considerando a aptidão do indivíduo.

A identificação das conseqüências da agressão provavelmente pode ter um efeito negativo sobre a aptidão. Por exemplo, as lutas envolvem tempo, que pode ser alocado para outros fins. Os peixes ciclídeos agressivos são menos vigilantes e mais vulneráveis

ao ataque predatório do que os peixes que não são lutadores, principalmente quando os ciclídeos estão engajados em lutas escaladas. Os embates constituem-se em processo ativo com alto custo energético, que se reflete em maior consumo de oxigênio, no acúmulo de lactato e na depleção de reservas energéticas (Chellappa et al, 1989, Fernandes & Volpato, 1993; Alvarenga & Volpato, 1995; Huntingford et al, 2000). Apesar de muitas lutas entre animais serem resolvidas mediante troca de exibições, outros escalam para ataques agressivos e perigosos. Há diversos relatos bem documentados de uma variedade de vertebrados e invertebrados com danos relativamente sérios. Alguns exemplos são os danos oculares em sapos gladiadores (Kluge, 1981) ou a morte em vespas (Hamilton, 1979).

Os custos das lutas podem desvalorizar os benefícios da vitória, o que torna fácil a compreensão dos motivos de animais não lutarem tão ferozmente quando disputam um recurso. Os biólogos teóricos têm utilizado um número de aproximações diferentes e freqüentemente complexos, visando a exploração das implicações desse fato (Kreb & Davies, 1996). Entretanto, três amplas predições emergem:

1. As lutas devem ser particularmente ferozes quando os animais estão lutando por um recurso valioso. Muitos exemplos bem documentados podem ilustrar esta predição (Enquist & Leimar, 1990). Em termos gerais, as lutas mais ferozes e danosas ocorrem entre machos, para o acasalamento com fêmeas mais receptivas, com marcantes vantagens de aptidão (Huntingford & Turner, 1987, Chellappa et al., 1999b). Com relação a outros recursos, os caranguejos eremitas lutam mais ferozmente por conchas de melhor qualidade (Elwood & Neil, 1992). Por sua vez, os gafanhotos privados de alimento lutam mais agressivamente pelo alimento, com maior probabilidade de vencer seus rivais que se alimentaram melhor (Nosil, 2002).
2. As lutas devem ser menos agressivas, quando os custos decorrentes do comportamento agressivo aumentam, cujo efeito tem sido demonstrado em varias espécies. Por exemplo, o salmonídeo *Salvelineus alpinus* apresenta um comportamento menos agressivo quando há um aumento na velocidade da corrente de água, pois essa corrente aumentada acarretaria ataques e exibições mais dispendiosas (Jobling et al., 1993). Os peixes ciclídeos lutam menos intensamente na presença de predadores em comparação com situações sem predadores (Brick & Jakobsson, 2002).

3. Durante os primeiros estágios de um encontro agressivo, os oponentes geralmente trocam informações sobre suas habilidades de luta, o que torna plausível a premissa de que as lutas devam ser resolvidas dessa forma. A lógica dessa linha de raciocínio consiste em o oponente mais fraco provavelmente seja o perdedor. Dessa maneira, o animal mais fraco pode ganhar em aptidão ao retirar-se da luta, antes de despender alto custo numa perda inevitável. Uma predição posterior a esta idéia é a de que quanto menor a diferença entre as habilidades de luta entre os oponentes, maior será o tempo e intensidade da luta. Muitos estudos empíricos sustentam essa predição, como, por exemplo, os rugidos emitidos por veados machos numa luta e que se correlacionam com a força e a capacidade de resistência. Dessa forma, várias lutas são resolvidas tendo como base as diferenças entre os rugidos (Clutton-Brock & Albon, 1979). As lutas entre lagartos machos são geralmente ganhas pelo indivíduo que apresenta uma maior capacidade de resistência locomotora, com exibições de empurrões servindo de indicadores sobre a habilidade de luta e de resistência. Assim sendo, é mediante esses indicadores que as lutas se resolvem (Brandt, 2003).

Esses e outros exemplos demonstram como um animal se comporta ao longo de uma luta, com conseqüências importantes para sua aptidão. O comportamento nas lutas tem várias implicações em populações, como por exemplo, a influência da agressão sobre a emigração, a mortalidade e a reprodução, todos com impacto significativo sobre o crescimento populacional (Huntingford & Turner, 1987). Os modelos ecológicos que incorporam tais processos podem potencialmente promover a compreensão e a previsão de eventos populacionais (Sutherland, 1996). Por exemplo, alguns modelos desenvolvidos primeiramente por Fretwell & Lucas (1970) descrevem como os animais se alimentam em grupos, distribuindo-se entre as áreas de alimentos, além de locomoverem livremente entre si (a distribuição livre ideal).

Os modelos mais complexos incorporam interações dominantes, de forma que alguns indivíduos despóticos sejam capazes de monopolizar as áreas mais ricas, gerando a distribuição despótica ideal (Fretwell & Lucas, 1970; Milinski & Parker, 1991; Huntingford, 1993). Os modelos despóticos ideais podem prever como os animais são distribuídos no espaço e no que se refere ao aumento do tamanho e da biomassa da população (Ruxton et al., 1999). As premissas do ideal básico do modelo despótico

foram testadas em peixes salmonídeos jovens, que, num riacho simulado, se alimentam em áreas de qualidades fixas, mas diferentes. Foi observado que o uso do padrão de áreas em relação ao ranqueamento ocorreu da forma prevista (Hakoyama & Iguchi, 2001). No entanto, ainda não está claro como o status serve para predizermos o desempenho em condições mais complexas presentes em rios e riachos naturais.

A evolução da agressão

Há duas fontes principais de evidências sobre a reconstrução da história filogenética do comportamento agressivo para quaisquer espécies: a dedução de onde surgiram as exibições de agressividade e os tipos de mudanças que ocorreram durante o passado evolutivo (Huntingford & Turner, 1987). Em primeiro lugar, pode-se usar o registro de fósseis. Apesar de o comportamento não se fossilizar, as estruturas vinculadas a ele podem servir de evidência. Por exemplo, na Europa e na Ásia há um extenso registro de fóssil de um veado gigante, *Megaloceros giganteus*. (González et al., 2000). Esse registro demonstra a história de um aumento progressivo do tamanho dos chifres, particularmente em machos, associado a um grosso arcabouço ósseo entre os chifres. Além disso, eles se tornaram mais complexos e mais oblíquos, ao invés de se apresentarem na posição vertical. As considerações sobre as estruturas e orientações dos chifres do veado gigante sugerem que eram utilizados nos embates entre machos, com os chifres entrecruzando-se à medida que os oponentes baixavam suas cabeças até quase atingiram a base (Lister, 1994). A modelagem dos custos em produzir os enormes chifres nesses animais, tanto em termos de energia quanto de minerais, demonstra como a seleção sexual por chifres grandes foi sobreposta pela seleção natural por um corpo e chifres menores, acarretando na extinção progressiva dos veados gigantes (Moen et al., 1999).

Uma segunda fonte de evidência sobre a evolução das lutas consiste na comparação dos comportamentos agressivos de animais, cujas relações filogenéticas são conhecidas. Esta linha de raciocínio tem obtido bastante respaldo atualmente, devido ao desenvolvimento de filogenias específicas com bases em evidência molecular. Por exemplo, certas espécies de insetos apresentam duas ou mais formas distintas. Algumas não possuem asas, vivendo e reproduzindo-se dentro da área em que eclodiram, enquanto outras possuem asas, dispersando-se para novas áreas de reprodução. Em

algumas dessas, por sua vez, há uma casta de soldados, que são indivíduos com asas curtas e membros dianteiros aumentados, usados na defesa do território em casos de invasão. As filogenias com base nas seqüências de DNA mitocondrial têm sido utilizadas para responder a diversas questões sobre a evolução de um determinado traço comportamental. As castas de soldados provavelmente se originaram (uma ou no máximo duas vezes na história evolutiva) a partir das formas de insetos alados, tendo-se separado de um número de linhagens (Crespi et al., 1998).

Os detalhes do comportamento agressivo podem ser utilizados na reconstrução filogenética, juntamente com os caracteres morfológicos e genéticos (Stuart et al., 2002). Por exemplo, o comportamento observado durante embates agressivos em machos de diversas espécies de mamíferos foi utilizado para examinar a origem filogenética dos cetáceos. Embates de cabeças presentes em lutas entre machos são observados somente em ruminantes, hipopótamos e cetáceos, respaldando a idéia de que estes últimos devam ser classificados com os Artiodátilos (Lusseau, 2003).

Aplicações práticas de pesquisas sobre agressão

As seções prévias forneceram uma visão geral dos diferentes tipos de respostas à questão "Por que os animais lutam?". Este vasto conjunto de pesquisas interdisciplinares é de fundamental interesse: a agressão é um padrão comportamental dramático e espetacular que é difundido no reino animal e o entendimento de por que ele ocorre e por que tem uma determinada forma é um desafio fascinante para os biólogos comportamentais. Entretanto, as respostas a essas perguntas são potencialmente também de importância prática, pois se entendermos porque os animais lutam, podemos controlar se ocorrerão, quando e como serão expressas. Uma demonstração particularmente dramática (senão éticamente questionável) do fato de que conhecimento é poder é fornecida pelo neurocientista espanhol Delgado. Ele manteve um touro de carga parado por meio de estimulação do cérebro desse animal com um eletrodo implantado na amigdala (Delgado, 1967).

Nesta última seção são fornecidos exemplos da aplicação do conhecimento sobre a biologia da agressão, a partir de estudos sobre suas causas, desenvolvimento, função e evolução. Uma boa demonstração é a compreensão do estímulo que ativa ou inibe a agressão, através do uso de dispersores de feromônios para suprimir uma agressividade problemática em cães e gatos (Mills & Mills, 2001). Um outro exemplo de aplicação

prática adequada é a relação entre a serotonina e o status de subordinação em vertebrados proposta por Winberg et al. (2001). Nesse estudo, foi observado que havia redução dos níveis de agressividade,quando as trutas recebiam alimentos contendo altos níveis de um precursor natural da serotonina. Devido à redução na agressividade sem a supressão de alimentos ou de crescimento, este pode procedimento ser potencialmente utilizado para melhorar a produção dos peixes cultivados.

No que se refere aos processos de desenvolvimento, os programas de reprodução seletiva para características comportamentais desejadas são bastante antigos, como uma menor agressividade em animais em cultivo ou maior em animais lutadores (como em cães de guarda e galos de briga). A maior compreensão que temos atualmente sobre os mecanismos genéticos determinantes da agressão pode tornar esse processo mais eficiente. Durante séculos, os treinadores têm utilizado programas de reforço para aumentar ou diminuir a agressividade em cães e gatos. No entanto, um melhor entendimento sobre o papel da experiência social no desenvolvimento da agressão pode tornar esse processo bem mais eficiente (Bradshaw, 1992; Lockwood, 1995). Salientamos que esse processo pode também auxiliar em programas de treinamento com espécies não-domésticas. Por exemplo, a manipulação da experiência precoce na larvicultura de peixes salmonídeos pode melhorar a habilidade desses animais competirem por alimentos após serem reintroduzidos na natureza, o que melhoraria sua sobrevivência (Brown & Laland, 2002).

A compreensão por uma perspectiva ecológica dos meios pelos quais o comportamento agressivo é modulado pelos benefícios do ganho e custos das lutas pode também ser aplicada com vantagens. Por exemplo, a agressão em grupos de salmões atlânticos cultivados pode ser drasticamente reduzida pela presença de coespecíficos. Essa redução pode ser desencadeada pelo aumento da velocidade de corrente da água, o que tornaria as interações agressivas energicamente mais dispendiosas (Jobling et al., 1993).

As reconstruções da história filogenética da agressão em linhagens específicas são relativamente deslocadas, no contexto atual, de uma perspectiva prática, apesar de serem interessantes do ponto de vista da biologia fundamental. Entretanto, muitas perspectivas derivadas de estudos sobre a evolução da agressão são importantes na dedução sobre o comportamento da espécie humana (Huntingford & Turner, 1987). À medida que as ações agonísticas evoluem em uma dada linhagem, elas tendem a se conservar por longos períodos, havendo poucas mudanças. Entretanto, altos níveis de

manifestação de agressão (como a ausência de territorialidade ou a natureza das interações de dominância) são muito mais variáveis, com uma história evolutiva de mudanças relativamente rápidas em resposta a alterações no meio ambiente, especialmente em animais com cérebros grandes e sistemas sociais complexos. Por essas razões, as tentativas de se elaborar deduções sobre o comportamento agressivo "natural" na espécie humana, a partir dos dados sobre outros animais (Por ex., que somos territoriais porque outros primatas são – Ardrey, 1966 -; que temos hierarquias de dominância porque os babuínos são hierárquicos – Morris, 1969), devem ser cautelosas.

REFERENCES

Ardrey R. 1966. *The Territorial Imperative*. New York: Atheneum.

Bass A. 1992. Dimorphic male brains and alternative reproductive tactics in a vocalizing fish. *Trends in Neuroscience* 15: 139-45.

Benus I. 1988. Aggression and coping differences in behavioural strategies between aggressive and non-aggressive male mice. Tese de Doutoramento, University of Groningen, The Netherlands.

Benus RF, Bohus B, Koolhaas JM, Van Oortmerssen GA. 1991. Heritable variation of aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia* 47: 1008-19.

Black-Cleworth P. 1970. The role of electric discharges in the non-reproductive social behaviour of *Gymnotus carapo*. *Animal Behav. Monog*. 3: 1-77.

Blanchard DC, Panrapee C, Blanchard RJ, Clow DW, Hammer Jr RP, Rowlett JK, Bardo MT. 1991. Serotonin, but not dopamine, metabolites are increased in selected brain regions of subordinate male rats in a colony environment. *Brain Research* 568: 61-6.

Bradshaw J. 1992. *The Behaviour of the Domesticated Cat*. Wallingford, UK: CAB International.

Brandt Y. 2003. Lizard threat display handicaps endurance. *Proceedings of Biological Sciences* 270 (1519): 106-8.

Brantley RK, Wingfield JC, Bass AH. 1993. Sex steroid levels in *Porichthys notatus*, a fish with alternative reproductive tactics, and a review of the

hormonal bases for male dimorphism among teleost fishes. *Hormones and Behaviour* 27: 332-47.

Breuner CW, Wingfield JC. 2000. Rapid behavioural response to corticosterone varies with photoperiod and dose. *Hormones and Behavior* 37: 23-30.

Brick O, Jakobsson S. 2002. Individual variation in risk taking: the effect of a predatory threat on fighting behavior in *Nannacara anomala*. *Behavioral Ecology* 13: 439-42.

Briffa M, Elwood RW, Russ JM. 2003. Analysis of multiple aspects of a repeated signal: power and rate of rapping during shell fights in hermit crabs. *Behavioral Ecology* 14: 74-9.

Briffa M, Elwood RW. 2001. Decision rules, energy metabolism and vigour of hermit crab fights. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1841-8.

Briffa M, Elwood RW. 2000. Analysis of the fine scale timing of repeated signals: does shell rapping in hermit crabs signal stamina? *Animal Behaviour* 59: 159-65.

Brown C, Laland K. 2002. Social enhancement and social inhibition of foraging behaviour in hatchery-reared Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 61: 987-98.

Chase ID, Tovey C, Spangler-Martin D, Manfredonia M. 2002. Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99: 5744-9.

Chellappa S, Huntingford FA, Strang RHC, Thomson RY. 1989. Annual variation in energy reserves in male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces, Gasterostidae). *Journal of Fish Biology* 35: 275-86.

Chellappa S, Yamamoto ME, Cacho MSRF, Huntingford FA. 1999a. Prior residence, body size and the dynamics of territorial disputes between male freshwater angelfish. *Journal of Fish Biology* 55: 1163-70.

Chellappa S, Yamamoto ME, Cacho MSRF. 1999b. Reproductive behaviour and ecology of two species of Cichlid fishes. *In*: A. L. Val and V. M. F. Almeida-Val (eds). Biology of Tropical Fishes. INPA: Manaus. 113-26.

Chellappa S, Camara MR, Chellappa NT. 2003. Ecology of *Cichla monoculus* (Osteichtyes: Cichlidae) from a reservoir in the semi-arid region of Brazil. *Hydrobiologia* 504: 267-73.

Clutton-Brock TH, Albon SD. 1979. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour* 69: 145-70.

Compaan JC. 1993. Ontogeny of Aggression: A neuroendocrinological study in aggressive and non-aggressive mice (*Mus musculus domesticus)*. Tese de Doutoramento, University of Groningen, Holanda.

Crespi BJ, Carmean DA, Mound LA, Worobey M, Morris D. 1998. Phylogenetics of social behavior in Australian gall-forming thrips: evidence from mitochondrial DNA sequence, adult morphology and behavior, and gall morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 63-180.

Delgado JM. 1967. Aggression and Defense under Cerebral Radio Control. UCLA Forum in Medical Sciences, 7: 171-93. *In*: Clemente CD, Lindsey DB (eds.). *Aggression and Defense*. Berkeley: University California Press.

Eibl-Eibesfeldt I. 1961. The fighting behaviour of animals. *Scientific American* 205: 112-21.

Elwood RW, Wood KE, Gallagher MB, Dick TA. 1998. Probing motivational state during agonistic encounters in animals. *Nature* 393: 66-8.

Elwood RW, Briffa M. 2001. Information gathering and communication during agonistic encounters: a case study of hermit crabs. *Adv. Study Behav.* 30: 53-97.

Enquist M, Leimar O. 1990. The evolution of fatal fighting. *Animal Behaviour* 39: 1-9.

Elwood RW, Neil SJ. 1992. *Assessments and Decisions: A study of information gathering by hermit crabs*. Boundary Row, London: Chapman and Hall.

Falt B. 1978. Differences in aggressiveness between brooded and non-brooded domestic chicks. Applied Animal Ethology 4: 211-21.

Finley LM, Haley LE. 1983. The genetics of aggression in the juvenile American lobster, *Homarus americanus. Aquaculture* 33: 135-39.

Fox MF. 1978. *The Wild Candis.* New York: Van Nostrand.

Fretwell SD, Lucas HL. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds I. Theorectical development. Acta Biotheoretical 19: 16-36.

Gonzalez S, Kitchener AC, Lister AM. 2000. Survival of the Irish elk into the Holocene. *Nature* 405: 753-54.

Gordon TP, Rose RM, Grady CL, Bernsetein I. 1979. Effects of increased testosterone secretion on the behaviour of adult male rhesus monkeys living in a social group. *Folia Primatologica* 32: 149-60.

Gurney ME, Konishi M. 1980. Hormone induced sexual differentiation of brain and behaviour in zebra finches. *Science* 208: 1380-3.

Hakoyama H, Iguchi K. 2001. Transition from a random to an ideal free to an ideal despotic distribution: the effect of individual differences in growth. *Journal of Ethology* 19: 129-37.

Hamilton WD. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. pp.167-220. *In*: Blum MS, Blum NA (eds.). *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. London: Academic Press.

Haug M, Brain PF. 1979. Effect of treatment with testosterone and oestradiol on the attack directed by groups of gonadectomized male and female mice towards lactating intruders. *Physiology and Behavior* 23: 397-400.

Horrocks J, Hunte W. 1984. Maternal rank and offspring rank in vervet monkeys: an appraisal of the mechanisms of rank acquisition. *Animal Behaviour* 31: 712-82.

Huntingford FA. 1984. *The Study of Animal Behaviour*. London: Chapman and Hall.

Huntingford FA, Turner AK. 1987. *Animal Conflict*. London: Chapman and Hall.

Huntingford FA. 1993. Can cost-benefit analysis explain fish distribution patters? *Journal of Fish Biology* 43 (Supp A): 289-308.

Huntingford FA, Taylor AC, Sneddon LU, Neat F. 2000. Prowess and the Resolution of Animal Fights. pp. 259-76. *In*: Espmark Y, Amnundsen T, Rosenqvist G (eds.). Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press.

Jobling M, Baardvik BM, Christiansen JS, Jørgensen EH. 1993. The effects of prolonged exercise training on growth performance and production parameters in fish. *Aquaculture International* 1: 95-111.

Kluge AG. 1981. The life history, social organisation and parental behaviour of *Hyla rosenbergi* a nest-building gladiator frog. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. 160: 1-170.

Koolhaas JM, Korte SM, De Boer SF, Van Der Vegt BJ, Van Reenen CG, Hopster H, De Jong IC, Ruis MAW, Blokhuis HJ. 1999. Coping styles in animals: current status in behaviour and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioural Reviews* 23: 925-35.

Kravitz EA. 2000. Serotonin and aggression: insights grained from a lobster model system and speculations on the role of amine neurons in a complex behavior. *Journal of Comparative Physiology A* 186: 221-38.

Krebs JR, Davies NB. 1996. Introdução à Ecologia Comportamental. 3ª ed. São Paulo: Atheneu Editora.

Kruijt JP. 1964. Ontogeny of social behaviour in Burmese jungle fowl (*Gallus gallus spacticeus*). Behaviour 12: 1-201.

Lagerspetz KYH. 1979. Modication of aggressiveness in mice. pp. 66-82. *In*: Feshbach S, Fraczek A (eds.). *Aggression and Behaviour Change*. New York: Praeger.

Lister AM. 1994. The Evolution of the Giant Deer, *Megaloceros giganteus* (Blumenbach). *Zoological Journal of the Linnean Society* 112 (1-2): 65-100.

Lockwood R. 1995. The ethology and epideminology of canine aggression. *In*: Serpel J, Jagoe S (eds.). *The Domestic Dog: its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Lopez P, Martin J. 2002. Chemical rival recognition decreases aggression levels in male Iberian wall lizards, *Podarcis hispanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 461-5.

Loerenz K. 1966. *On Aggression*. London: Methven.

Lusseau D. 2003. The emergence of cetaceans: phylogenetic analysis of male social behaviour supports the *Cetartiodactyla clade*. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 531-5.

Maler L, Ellis WG. 1987. Inter-male aggressive signals in weakly electric fish are modulated by monoamines. *Behav. Brain Res* 25: 75-81.

Marler CA, Bester-Meredith JK, Trainor BC. 2003. Paternal Behavior and aggression: Endocrine mechanisms and nongenomic transmission of behavior. *Advances in the Study of Behavior* 32: 263-323.

Milinski M, Parker GA. 1991. Competition for resources. pp. 137-168. *In*: JR Krebs, NB Davies (eds.). *Behavioural Biology: An Evolutionary Approach*. 3ª ed. Blackwell Scientific Publications.

Mills DS, Mills CB. 2001. Evaluation of a novel method for delivering a synthetic analogue of feline facial pheromone to control urine spraying by cats. *Veterinary Record* 149: 197-9.

Moen RA, Pastor J, Cohen Y. 1999. Antler growth and extinction of Irish Elk. *Evolutionary Ecology Research* 1: 235-49.

Moore MC, Hews DK, Knapp R. 1998. Hormonal control and evolution of alternative male phenotypes: generalizations of models for sexual differentiation. *American Zoologist* 38: 133-51.

Morris D. 1969. The Human Zoo. London, Jonathan Cape. U.K.

Moss R, Watson A, Rothery P, Glennie W. 1982. Inheritance of dominance and aggressiveness in captive red grouse *Lagopus labopus scoticus*. *Animal Behaviour* 8: 1-18.

Mugford RA, Nowell NW. 1970. Pheromones and their effect on aggression in mice. *Nature* 226: 967-8.

Nelson RJ. 2000. *An Introduction to Behavioral Endocrinology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc. Publishers.

Nikoletseas M, Lore R. 1981. Aggression in domesticated rats in a burrow-digging environment. Aggressive Behavior 7, 245-52.

Nosil P. 2002. Food fights in house crickets, *Acheta domesticus*, and the effects of body size and hunger level. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie* 80: 409-17.

Panksepp JB, Yue Z, Drerup C, Huber R. 2003. Amine neurochemistry and aggression in crayfish. *Microscopy Research and Technique* 60: 360-8.

Pasi BM, Carrier DR. 2003. Functional trade-offs in the limb muscles of dogs selected for running vs. fighting. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 324-32.

Reisner IR, Mann JJ, Stanley M, Huang YY, Houpt KA. 1996. Comparison of cerebrospinal fluid monoamine metabolite levels in dominant-aggressive and non-aggressive dogs. Brain Research 714: 57-64.

Rowland WJ, Bolyard KJ, Jenkins JJ, Fowler J. 1995. Video playback experiments on stickleback mate choice: female motivation and attentiveness to male colour cues. *Animal Behaviour* 49: 1559-67.

Ruxton GD, Armstrong JD, Humphries S. 1999. Modelling territorial behaviour of animals in variable environments. *Animal Behaviour* 58: 113-20.

Searcy WA, Nowicki S. 2000. Male-Male Competition and Female Choice in the Evolution of Vocal Signalling. pp 301-315. *In*: Espmark Y, Amundsen T, Rosenqvist G (eds.). *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Trondheim, Noruega: Tapir Academic Press.

Simmons LW, Tomkins JL, Hunt J. 1999. Sperm competition games played by dimorphic male beetles. *Proceeding of the Royal Society of London B* 266: 145-50.

Sluijter F. 1994. *Y Chromosome, Aggression and Coping*. Tese de Doutoramento, University of Groningen, Holanda.

Stuart AE, Hunter FF, Currie DC. 2002. Using behavioural characters in phylogeny reconstruction. *Ethology, Ecology and Evolution* 14: 129-39.

Sutherland WJ. 1996. *From Individual Behaviour to Population Ecology*. London: Oxford University Press.

Tinbergen N. 1951. *The Study of Instinct*. London: Oxford University Press.

Tonkiss J, Smart JL. 1982. Interactive effects of genotype and early l.ife undernutrition on the development of behaviour in rats. Developmental Psychobiology, 16: 287-301.

Vom Saal FS. 1983. Models of early hormonal effects in intrasexual aggression in mice. pp. 197-222. *In*: Svare BB (ed.). *Hormones and Aggressive Behaviour*. New York: Plenum Press.

Winberg S, Nilsson GE. 1983. Time-course of changes in brain serotonergic activity and brain tryptophan levels in dominant and subordinate juvenile arctic charr. *Journal of Experimental Biology* 179: 181-94.

Winberg S, Overli O, Lepage O. 2001. Suppression of aggression in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by dietary L-tryptophan. *Journal of Experimental Biology* 204: 3867-76.

Wingfield JC. 1985. Short-term changes in plasma levels of hormones during establishment and defense of a breeding territory in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Hormones and Behavior* 19: 174-87.

Yang EJ, Wilczynski W. 2002. Relationships between Hormones and Aggressive Behavior in Green Anole Lizards: An Analysis Using Structural Equation Modeling. *Hormones and Behavior* 42: 192-205.

Zack S. 1975. A description and analysis of agonistic behaviour patterns in an opisthobranch mollusc *Hermissenda crassicornis*. *Behaviour* 53: 238-67.

CAPÍTULO 12

REPRODUÇÃO

Maria Bernadete Cordeiro de Sousa

mdsousa@cb.ufrn.br

Hélderes Peregrino da Silva

helderes@cb.ufrn.br

Departamento de Fisiologia, Centro de Biociências

Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN, Natal, RN, BRasil

PADRÕES REPRODUTIVOS

Modos de Reprodução: reprodução assexuada x sexuada

O fenômeno da reprodução resulta dos processos que geraram as moléculas da vida, mais especificamente do surgimento de uma molécula auto-replicável. Para classificarmos um sistema biológico como um organismo vivo, um paradigma central é de que este apresente a propriedade de reproduzir-se, mesmo que isso signifique meramente a duplicação do material genético e alocação da nova cópia genômica e quantidades variáveis de material citoplasmático para a nova célula. As partículas virais, embora tenham a capacidade de replicar o seu material genético, não reproduzem, pois necessitam da maquinaria molecular presente nas células por elas infectadas, que por sua vez geram as cópias do material genético viral. Portanto, embora a reprodução implique necessariamente em replicação e, por esse motivo, esteja intimamente relacionada ao próprio conceito de vida, a replicação unicamente não define o fenômeno reprodutivo.

Segundo Margulis e Sagan (2002), a partir do paradoxo enunciado por Erwin Schrödinger durante o ano de 1943, no qual afirmava que a vida funcionava como um cristal aperiódico, foi construída uma relação entre a Biologia e a Física que culminou com a busca por moléculas que codificassem a vida e conseguissem perpetuá-la. A descoberta da estrutura da molécula do DNA (que valeu a Watson e Crick o prêmio Nobel em 1962) e dos mecanismos de recombinação gênica, a partir da troca ou junção de material genético de duas células ou organismos, possibilitou, além de todos os múltiplos desdobramentos alcançados pela moderna genética molecular, a construção das teorias modernas que tentam explicar os diferentes modos de reprodução presentes na natureza.

No presente, temos a co-existência dos dois tipos de reprodução, uma produzindo cópias (assexuada) e a outra produzindo seres únicos (sexuada). Esses mecanismos garantem que os organismos vivos, sejam eles unicelulares, plantas ou animais, se reproduzam. Uma vez que a forma sexuada é o modo de reprodução predominante, os pesquisadores concluem que deva ser a forma mais vantajosa para a geração de novos organismos. Tradicionalmente, o argumento central utilizado para explicar a primazia da reprodução sexuada é a suposição de que este modo de reprodução torna possível um maior número de combinações genéticas, promovendo

por um lado o surgimento de variedade e, por outro, favorecendo tanto a fixação de mutações benéficas quanto a remoção de mutações deletérias. Assim sendo, a reprodução sexuada é o principal mecanismo para a geração de diversidade genética, sobre a qual trabalha a seleção natural (Alcock, 1993).

Embora esta seja uma explicação amplamente utilizada, ao longo do tempo e, principalmente, em função do aprofundamento dos conhecimentos acerca dos mecanismos da hereditariedade, vários biólogos evolucionistas buscaram desenvolver abordagens e modelos teóricos que permitissem testar os efeitos de cada modo de reprodução sobre a aptidão individual e populacional. Nesses trabalhos são discutidos prováveis fatores responsáveis tanto pelo surgimento quanto pela manutenção da reprodução sexuada e do processo associado de recombinação gênica. Assim é que, desde o século XIX, cientistas vêm apontando a necessidade de se compreender os mecanismos subjacentes ao surgimento e extinção de populações e/ou espécies.

Esta discussão apresenta-se esboçada por Darwin (1871) e outros cientistas do século XIX, como Weissmann e Maupas (citados em Mooney 1992), os quais, já nesse período, discutiam o papel da reprodução sexuada como origem de variabilidade genética. Todavia, somente a partir de meados do século XX essas idéias foram traduzidas em modelos teóricos mais gerais. Desta fase inicial destacam-se os trabalhos de Fisher (1930) e Haldane (1932, citado em West *et al*, 1999), este último introduzindo o conceito de seleção dependente de freqüência, que veio a dar suporte à hipótese da "corrida armamentista" entre parasita e hospedeiro como a principal pressão seletiva levando à primazia da reprodução sexuada.

Contudo, a hipótese que citamos acima só foi plenamente desenvolvida nos modelos propostos por Jaenike (1978), Bremermann (1980) e, principalmente, no trabalho mais conhecido do importante teórico da biologia evolucionista, W. D. Hamilton – "*Sex versus non-sex versus parasite*", publicado em 1980 – que foi o mais conhecido defensor da teoria da co-evolução parasita-hospedeiro como a principal pressão seletiva para a geração de diversidade genética e, conseqüentemente, da reprodução sexuada. Essa teoria ficou conhecida como a Hipótese da Rainha de Copas, a partir da publicação do trabalho de Bell (1982), que utiliza essa denominação em função da personagem do livro de Lewis Carrol (1871) – "*Through the looking glass*" - *Alice no país das maravilhas*. Na história imaginada por Carrol, a Rainha de Copas leva Alice em uma corrida alucinante, que tem o seu final no ponto de partida. Bell faz então uma analogia entre essa corrida e a corrida evolutiva que acontece entre parasita e

hospedeiro, e entre presa e predador, que, ao final, tem como resultante a volta ao ponto de partida – ou seja, o restabelecimento do equilíbrio entre essas populações.

A existência de co-evolução entre parasita e hospedeiro, presa e predador, pressupõe que qualquer inovação (novos alelos) surgida em um dos membros do par que favoreça, por exemplo, um aumento da patogenicidade por parte do parasita ou aumento da eficiência predatória, por parte do predador, favoreceria imediatamente, nas populações de hospedeiros e presas, àqueles indivíduos que apresentassem mutações novas que também lhes conferissem vantagens adaptativas. Assim, a variabilidade genética dentro das populações, favorecida pela reprodução sexual, torna-se uma arma importante e necessária na luta contra os fatores bióticos do meio, conduzindo a uma verdadeira "corrida armamentista" na qual as armas são as inovações genotípicas.

Paralelamente a essas proposições, outras hipóteses e teorias foram desenvolvidas com enfoque para o efeito da reprodução sexuada sobre a distribuição das mutações nas populações. Segundo essas teorias, denominadas mutacionais, a principal força seletiva levando à reprodução sexuada seria a vantagem conferida pela recombinação gênica às populações de reprodução sexuada, em comparação às populações de reprodução assexuada, por facilitar a fixação das mutações adaptativas e a eliminação de mutações deletérias (Fisher 1930, Muller 1932, 1964, Kondrashov 1988, Maynard-Smith 1988).

Essas teorias vêm sendo desenvolvidas historicamente de forma independente, como hipóteses alternativas e excludentes. Assim, West *et al.* (1999) classificam os modelos para a evolução da reprodução sexuada em dois grandes grupos:

a) modelos ambientais ou ecológicos, incluindo a Hipótese da Rainha de Copas e suas variações;
b) modelos baseados em mutações, incluindo todos aqueles modelos que enfatizam a influência da recombinação gênica sobre a distribuição das mutações e suas conseqüências sobre a aptidão individual ou populacional.

Nas chamadas teorias mutacionais estocásticas (Howard & Lively 2002) argumenta-se que, em populações finitas, havendo uma distribuição casual das mutações, em espécies de reprodução assexuada pode ocorrer a perda ocasional da fração da população com menor taxa de mutações deletérias, o que geraria a diminuição gradual da aptidão média dessas populações, em comparação àquelas que se

reproduzem sexuadamente, ao longo das sucessivas gerações (sendo a principal teoria conhecida como *Muller's Ratchet* – Muller 1950). Posteriormente, Muller (1964) adicionou à sua teoria a idéia de que, além de levar a uma retirada de genes deletérios da população, o processo de recombinação gênica favoreceria também a fixação de mutações benéficas.

Em algumas teorias mutacionais (chamadas direcionais) argumenta-se que, em função da atuação de seleção direcional e ocorrência de sinergismo epistático[33], determinadas combinações gênicas apresentam maior valor adaptativo do que outras. A reprodução sexual, por aumentar grandemente a probabilidade de ocorrência de combinações de novos alelos em um mesmo indivíduo, favoreceria e tornaria mais rápido o processo de estabilização dessas inovações no *pool* gênico das espécies. Além disso, as combinações favorecidas poderiam mudar ao longo do tempo, em função de flutuações ambientais que levam a modificações no valor adaptativo das novas combinações genéticas (Howard & Lively 1998). O mecanismo de recombinação pode levar também à acumulação de mutações deletérias em parte dos indivíduos da população. Caso haja sinergismo epistático entre os genes deletérios presentes em diferentes *loci* e caso os indivíduos que carrearem esta elevada freqüência de genes deletérios representem uma reduzida fração da população, estes tenderiam a ser exterminados (seleção truncada – *truncation selection*) favorecendo a eliminação das mutações deletérias.

Todos esses modelos foram desenvolvidos na tentativa de responder à questão lançada por Maynard-Smith (1978) e denominada de "duplo custo do sexo" (*Two-fold sex cost*), que podemos resumir da seguinte maneira: se cada fêmea produz um número constante de crias, as fêmeas que se reproduzem sexuadamente possuem um custo duas vezes maior para produzir o mesmo número de cópias de seus genes do que as fêmeas com reprodução assexuada; em outras palavras, as fêmeas que se reproduzem sexuadamente propagam o seu genoma ou um dado elemento do seu genoma somente metade do que o fazem as fêmeas que se reproduzem assexuadamente.

Vários autores enfatizam que nenhum dos modelos, isoladamente, consegue conferir a vantagem necessária para sobrepor o duplo custo da reprodução sexuada e sugerem a adoção de modelos pluralistas – que consideram a atuação simultânea de fatores ambientais e mutacionais - para justificar a evolução da reprodução sexuada

[33] Trata-se de um efeito sinergético, sobre o fenótipo ou sobre a adaptabilidade, de dois ou mais *loci* gênicos, pelo qual seu efeito conjugado difere da soma de *locus* quando tomados separadamente.

(Barton & Charlesworth 1998, West *et al*. 1999). Esses modelos consideram a atuação simultânea da co-evolução parasita-hospedeiro e da seleção truncada (Hamilton *et al*. 1990), ou de modelos mutacionais estocásticos (Howard & Lively 1994, 2002), e podem envolver mecanismos relacionados à seleção sexual (Howard & Lively 2002), entre outros fatores (Archetti 2003).

Os modelos e mecanismos sucintamente discutidos acima representam parte do debate teórico sobre os mecanismos evolutivos responsáveis pelo surgimento e manutenção da reprodução sexuada. Essa questão está longe de ser satisfatoriamente respondida e estudos empíricos demonstraram apenas, de modo indireto, que a reprodução sexuada remove mutações que, de outro modo, se acumulariam no indivíduo e na população (Wuethrich 1998).

Como Reproduzir

A ocorrência natural de espécies que utilizam as duas formas de reprodução (assexuada e sexuada) durante seu ciclo de vida, denominadas espécies com ciclo de vida haplodiplobionte[34], ou que apresentam metagênese[35], apresenta-se como excelente modelo para investigarmos sob quais condições as espécies lançam mão da reprodução sexual (Richard *et al.* 1993). Nessas espécies nem sempre as duas fases do ciclo de vida apresentam-se igualmente desenvolvidas, havendo espécies nas quais uma das fases (assexuada ou sexuada) predomina sobre a outra, mais reduzida. A metagênese ocorre regularmente em alguns protistas (algas, foraminíferos, e apicomplexos), em plantas e em cnidários (hidrozoários e cifozoários). Estudos com alguns representantes desses grupos sugerem que a reprodução sexual está sempre ligada a condições de imprevisibilidade ou condições ambientais desfavoráveis. Na alface do mar (*Ulva* sp.), uma macro-alga amplamente distribuída e comum no litoral brasileiro, as duas formas - assexuada (gametófito) e sexuada (esporófito) - são morfologicamente idênticas. A alternância entre uma e outra forma parece depender do ciclo lunar, da luminosidade (Han *et al.* 2003) e da disponibilidade de nitrogênio dissolvido no meio (Naldi & Viroli 2002), sendo a formação de esporos utilizada para a dispersão e ocupação de novos habitats. Outra representante das clorofíceas, a micro-alga *Chlamydomonas reinharditii*, é normalmente haplóide e pertence a um de dois tipos reprodutivos - mt+ ou mt-.

[34] Ciclo de vida no qual há alternância de uma fase com indivíduos haplóides (reprodução sexuada) e uma fase com indivíduos diplóides (reprodução assexuada).
[35] Forma de reprodução com alternância cíclica de gerações assexuadas e sexuadas.

Quando privados de nitrogênio, ambos os tipos diferenciam-se em gametas sexualmente competentes. A fusão dos pares sexuais começa nas porções sexo-específicas presentes na região anterior da célula. Após a fusão, o novo zigoto permanece móvel por várias horas e a seguir ocorre a formação de uma cápsula rígida e impermeável, gerando um zigósporo protegido contra condições adversas do meio. Esses zigósporos podem permanecer viáveis no solo por muitos anos (Harris 2001). A mesma estratégia é utilizada pelo rotífero *Brachionus plicatilis*. A reprodução assexual permite aos rotíferos um crescimento populacional rápido, enquanto a reprodução sexual é a única forma de produzir um estágio dormente que pode sobreviver às condições ambientais adversas. Em *B. plicatilis*, a reprodução sexual é induzida por um sinal químico liberado que se acumula na água com o aumento da densidade populacional (Stelzer & Snell 2003). Em *Plasmodium falciparum*, um parasito apicomplexo e agente causador da malária em humanos, a reprodução sexual ocorre no vetor, antes da transmissão para um novo hospedeiro humano, precedendo uma situação de variação ambiental (Talman *et al*. 2004). Esses exemplos nos sugerem que a reprodução sexual traz vantagens aos organismos quando estes enfrentam situações adversas ou imprevisíveis, embora existam outras explicações para a ocorrência de alternância de gerações em várias espécies (Richard *et al*. 1993).

Quanto e Quando Reproduzir

Além das questões relacionadas à prevalência do modo de reprodução sexuada sobre a assexuada, outros aspectos reprodutivos podem ser incluídos em classificações que agrupam as diferentes espécies quanto à forma de produção dos gametas, à forma de produção da prole e ao tipo de fertilização. No que se refere à reprodução assexuada, existem vários tipos de mecanismos reprodutivos - desde a divisão simples, incluídos ai a bipartição e esporulação, em animais unicelulares; e partenogênese em vertebrados e invertebrados. Todavia, devido à multiplicidade de mecanismos e ao fato de que um mesmo organismo pode utilizar mais de um tipo de mecanismo, na dependência de variáveis ecológicas e demográficas, torna-se difícil a sistematização desse tipo de reprodução. No que refere a reprodução sexuada, na Tabela 1 apresentamos uma classificação dos organismos quanto aos aspectos reprodutivos mais importantes.

Mac Arthur (1962, citado por Daly & Wilson 1983), baseado em conceitos da biologia de populações, criou os termos estratégia-*r* e estratégia-*k* para agrupar a

diversidade de padrões reprodutivos entre as espécies, com relação à quantidade de prole produzida ao longo da vida reprodutiva. Os estrategistas *r* seriam aquelas espécies que, submetidas a situações ambientais instáveis, nas quais é possível um rápido crescimento populacional, apresentam reprodução rápida e numerosa, resultando em um melhor aproveitamento dos momentos de abundância de recursos. Os estrategistas *k*, por sua vez, seriam aquelas espécies para as quais o tamanho da população está próximo à capacidade de suporte do ambiente e encontram maior eficiência reprodutiva por meio de um número menor de tentativas reprodutivas e produção de proles numericamente reduzidas (sobre outros sistemas de classificação, ver Charnov 2002).

Um outro aspecto diz respeito à alocação temporal do esforço reprodutivo (quando reproduzir). Frente às pressões ambientais, existem espécies que se reproduzem uma única vez ou de modo contínuo, outras muitas vezes e, ainda, aquelas que apresentam freqüência reprodutiva intermediária entre esses extremos, reproduzindo-se mais de uma vez, geralmente de modo sazonal. A ocorrência de algum nível de sazonalidade reprodutiva tem sido registrada desde organismos mais simples - como algas (Pang & Luning 2004), plantas (Putterill *et al.* 2004), invertebrados aquáticos (Lawrence & Soame 2004) e terrestres (Simonet *et al.* 2004) - a todos os grupos de vertebrados (por ex., aves – Gwinner 2003; primatas – Lindburg 1987). A principal causa próxima (vide capítulo 1) sincronizando os ciclos reprodutivos sazonais às épocas de maior disponibilidade de recursos são as pistas ambientais de luminosidade e temperatura (Flowerdew 1987). Variações na duração da fase clara do dia são os fatores imediatos mais eficazes em regular os ritmos reprodutivos. A ampla utilização dessa pista ambiental justifica-se por ser este um sinal não susceptível a sofrer modificações ao longo dos anos.

Em vertebrados a duração da fase clara do dia é transduzida internamente através da produção de melatonina, um hormônio produzido e secretado pela glândula pineal em maior quantidade durante as horas escuras do dia a partir da serotonina (vide capítulo 6). A produção circadiana de melatonina pela glândula pineal é endogenamente controlada pelo núcleo supra-quiasmático do hipotálamo, uma das principais áreas cerebrais que atuam como relógio biológico (Kowalewska *et al.* 2004). Nas espécies consideradas como reprodutores de dias longos (*long-day breeders*), um aumento no período diário de secreção de melatonina (ou seja, aumento na quantidade de horas de escuro durante as 24h) é associado a uma diminuição na liberação de GnRH (hormônio liberador das gonadotrofinas), enquanto nas espécies consideradas reprodutoras de dias

curtos (*short-day breeders*) este mesmo estímulo causa um aumento na liberação de GnRH (Gerlach & Aurich 2000). Via de regra, as espécies que apresentam ativação do comportamento reprodutivo durante os dias longos (primavera e verão) são aquelas que apresentam tempo gestacional curto e as que apresentam ativação desses comportamentos durante as estações de dias curtos (outono e inverno) correspondem àquelas que apresentam gestações longas. Dessa forma, os animais conseguem sincronizar o nascimento de suas crias aos períodos de maior abundância de recursos.

Exemplos extensivamente estudados desses diferentes tipos de sincronização são os estudos com *hamster*, um reprodutor de dias longos (por ex., veja Freeman *et al*. 2002), e com ovelhas, reprodutores de dias curtos (por ex., veja Gundogan *et al*, 2003), embora haja vários outros exemplos com espécies de diferentes grupos, como os estudos de sincronização reprodutiva em aves migratórias (Dawson *et al.* 2001). Esses estudos mostram que tanto a intensidade quanto a qualidade do efeito causado pelas pistas ambientais sobre a atividade reprodutiva são bastante variáveis entre as espécies. Em algumas espécies pode ocorrer uma diminuição nos níveis de testosterona e da fertilidade dos machos fora da estação reprodutiva (por ex., espécies tropicais de estorninhos – Dittami 1987), enquanto em outras esta inibição pode levar à cessação total da espermatogênese durante os períodos não reprodutivos (por ex., o urso americano – Tsubota *et al*. 1997; lagartos – Amey & Whittier 2000). Em algumas espécies de aves os ritmos de secreção de melatonina modulam outras funções, como a ativação de áreas neurais relacionadas ao canto que ocorre em machos de aves canoras, que utilizam o canto para a corte e a defesa territorial (Bentley & Ball 2000). Além disso, pistas ambientais não relacionadas à luminosidade, como variações de temperatura, podem exercer um forte efeito modulador sobre a atividade reprodutiva, sendo bastante comum esse tipo de modulação em animais marinhos.

Em um experimento com o camarão peneídeo *Penaeus semisulcatus*, Aktas *et al*. (2003) observaram maturação ovariana em fêmeas quando estas foram submetidas a um regime de flutuação cíclica da temperatura da água (20-28ºC) durante dez dias, em um regime de iluminação de dez horas de claro e 14 horas de escuro (10C : 14E). Aumento na duração da fase de claro por ciclo (regime 14C : 10E) não produziu qualquer vantagem adicional, nem foi observada maturação ovariana quando as fêmeas foram mantidas em um regime de iluminação de 14C : 10E e a uma temperatura da água de 20ºC, o que sugere um forte efeito modulador da temperatura sobre a atividade reprodutiva nessa espécie.

No que diz respeito à intensidade do efeito das variações ambientais sobre a atividade reprodutiva, até bem pouco tempo foi bastante negligenciada a idéia de ocorrência de sazonalidade reprodutiva em espécies que vivem em regiões próximas aos trópicos, uma vez que nessas regiões as variações anuais em termos de duração da fase clara do dia e da temperatura são muito pequenas quando comparadas às variações presentes em latitudes altas. Porém vários estudos vêm mostrando que não apenas uma variação significativa desses parâmetros pode servir como pista para modular a atividade reprodutiva. Em aves tropicais consideradas como reprodutores oportunísticos, foi observado que o sistema reprodutor permanece ativo durante a maior parte do ano, sendo as pistas ambientais não ligadas à iluminação aquelas que atuam como principal causa próxima levando à temporização reprodutiva (Dawson *et al*. 2001). Nos peixes reofílicos[36] no norte e nordeste brasileiro há meses próprios para a reprodução, embora as pistas ambientais ainda não sejam claramente estabelecidas (Volpato & Trajano 2006).

Em uma revisão sobre os padrões de sazonalidade reprodutiva em primatas neotropicais, di Bitetti e Johnson (2000) sugerem que, para todas as espécies de primatas neotropicais que apresentam algum nível de sazonalidade reprodutiva, a disponibilidade de alimento é a principal causa última (ver capítulo 1) para a ocorrência desta sazonalidade, e que três fatores determinam a intensidade da sazonalidade reprodutiva presente em cada espécie: o tipo de dieta, a latitude do local e o tamanho corporal. Em um estudo desenvolvido no Núcleo de Primatologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (Sousa *et al.* 1999b), por meio do acompanhamento dos nascimentos ocorridos nessa colônia de criação de sagüi do nordeste, *Callithrix jacchus*, em um período de seis anos, foi observada uma tendência à ocorrência de um maior número de nascimentos durante o final da estação seca e início da estação chuvosa (Fig. 1), épocas de maior abundância de itens alimentares utilizados pela espécie no ambiente natural. Nesse caso, os animais poderiam utilizar como pistas para a sincronização reprodutiva não só a pequena diminuição na duração da fase clara do dia que ocorre nessa região durante os meses chuvosos, mas também a diminuição da intensidade luminosa (decorrente do alto índice de precipitação pluviométrica característico da estação chuvosa), da temperatura, ou ambos. A mesma sincronização reprodutiva às épocas de maior abundância de recursos foi observada para outras

[36] Peixes que realizam migração de centenas de quilômetros antes da reprodução.

populações de primatas do Velho Mundo vivendo em baixas latitudes, como *Erytrocebus patas* e *Cercopithecus aethiops* (Nakagawa 2000), embora, nesses casos, também não tenham sido mais diretamente investigadas quais seriam as pistas imediatas utilizadas pelos animais para sincronizar sua atividade reprodutiva.

Exemplo de efeito da luminosidade sobre a atividade reprodutiva, não relacionado à duração da fase clara do dia, foi encontrado por Volpato *et al.* (2004) na tilápia-do-Nilo, *Oreochromis niloticus*. Esses autores observaram que, em grupos compostos de dois machos e três fêmeas de *O. niloticus* submetidos a um regime de iluminação de 12C : 12E, nos grupos que foram expostos à luz de cor azul (n = 13) um número significativamente maior de animais reproduziram do que nos grupos (n = 12) expostos à luz branca. Os autores sugerem então que embora os mecanismos através dos quais a faixa de comprimento de onda da luz influencia a reprodução ainda não tenham sido elucidados, no caso da tilápia-do-Nilo esse efeito parece estar relacionado à diminuição nos níveis de estresse, estimado pelos níveis de cortisol, que ocorre quando é utilizada a luz azul. De fato, em estudo anterior foi observado que a exposição desse peixe à luz azul abolia a de elevação do cortisol plasmático em condições de estresse, um efeito que não pôde ser associado à intensidade luminosa (Volpato & Barreto 2001).

A QUESTÃO DOS GÊNEROS: estratégias reprodutivas de machos e fêmeas

Diferenças de Forma e Tamanho entre os Gametas Definem os Sexos

Daly e Wilson (1983) definem "estratégia reprodutiva" como um programa de alocação de esforço reprodutivo (investimento em acasalamento e cuidado parental) que se refere às escolhas de como e quando reproduzir podendo variar em função de fatores tais como a idade, o sexo e as condições sociais e ecológicas dos animais. A ocorrência de reprodução sexual, com existência de fecundação cruzada na ampla maioria das espécies animais, pressupõe a contribuição conjunta de dois indivíduos para a produção dos descendentes. A quantidade de energia utilizada por um indivíduo com o objetivo de reproduzir-se foi conceituada por Trivers (1972) como "investimento parental": "*Investimento em uma prole que aumente a probabilidade desta prole sobreviver até a idade reprodutiva, às expensas da capacidade do indivíduo em gerar proles*

adicionais"[37]. Esse investimento parental, por sua vez, pode ocorrer em diferentes fases do processo reprodutivo, podendo ser subdividido em investimento pré-copulatório, copulatório e pós-copulatório (Sheldon 2000).

Diferenças no nível de investimento parental inicial (investimento gamético) caracterizam a primeira e mais importante diferenciação nas estratégias reprodutivas entre indivíduos de uma mesma espécie: as estratégias de "machos" e "fêmeas". Por definição, fêmeas são indivíduos que produzem um número limitado de gametas com quantidades substanciais de vitelo (material nutritivo) associado ao material genético, enquanto machos são aqueles indivíduos que produzem uma grande quantidade de gametas pequenos (e quase sempre móveis) que apresentam muito pouco ou nenhum vitelo associado. A partir dessa constatação, podemos hipotetizar então: por que a evolução teria levado à diferenciação de apenas duas formas gaméticas distintas, e não de três ou mesmo quatro tipos distintos de indivíduos – uns produzindo gametas muito pequenos, outros produzindo gametas de tamanhos intermediários, enquanto outros ainda produziriam gametas grandes, ricos em reservas nutritivas?

A resposta a essa questão reside no fato de que se em algum momento esses tipos intermediários tivessem de fato existido, tenderiam a ser gradualmente eliminados através de seleção disruptiva (tipo de seleção que favorece fenótipos extremos, em detrimento das formas intermediárias). Isso ocorreria porque os fenótipos gaméticos intermediários apresentariam menor sucesso reprodutivo do que os fenótipos extremos por não possuírem a vantagem de atingir a massa crítica (quantidade de citoplasma e substâncias nutritivas suficiente para garantir a sobrevivência do zigoto) nem a vantagem numérica (possibilidade de produção massiva de gametas pequenos e desprovidos de reservas nutritivas) (Daly & Wilson 1983). Desse modo, ao final do processo seletivo, observam-se duas estratégias distintas: fêmeas que apresentam alto investimento energético na formação dos gametas e machos apresentando baixo investimento energético na produção de gametas. Discussões recentes, porém, chamam a atenção para o fato de que como são produzidos vários gametas masculinos para fertilizar um gameta feminino, os custos de produção dos muitos gametas necessários à fertilização também seria alto em machos (Tang-Martinez 2000; Wedell *et al.* 2002).

Ainda considerando o investimento nos gametas, Bateman (1948) argumentou que a diferença no investimento gamético geraria uma diferença de potencial

[37] Tradução das autoras.

reprodutivo entre machos e fêmeas. Os machos apresentariam um potencial reprodutivo maior, limitado apenas pelo número de parceiras sexuais que estes consigam monopolizar e as fêmeas um potencial reprodutivo menor, limitado principalmente pela disponibilidade de recursos para provisionar ovos e filhotes (Alcock 1993). Assim sendo, os fatores limitantes para reprodução são diferentes para machos e para fêmeas - o que faz com que o fato de pertencer a um ou outro sexo tenha conseqüências muito mais amplas, na fisiologia e no comportamento dos indivíduos, do que apenas na especialização gamética.

Diferenças Genéticas e Influências Ambientais Determinam o Sexo

A definição de qual estratégia será adotada pelos indivíduos pode ser determinada geneticamente, pode depender de fatores ambientais ou da interação entre ambos os fatores: genética e ambiente (Crews 2003). Em moscas-de-fruta, *Drosophila melanogaster*, o número de cromossomos sexuais determina o sexo do indivíduo. Indivíduos com um único cromossomo X (X0 ou XY) tornam-se machos, enquanto indivíduos com dois ou mais cromossomos X (XX, XXX, XXY) tornam-se fêmeas (Pomiankowski *et al*, 2004). Em 1990, cientistas identificaram em mamíferos uma região específica do braço curto do cromossomo Y (denominada região determinante do sexo – *sry*) que produz o chamado fator de diferenciação testicular (TDF). A atividade dessa região do cromossomo Y, bem como outros reguladores transcricionais relacionados, leva a gônada indiferenciada a desenvolver-se como uma gônada masculina. A partir daí, produtos secretados pela própria gônada (hormônio protéico MIH – fator de inibição dos ductos mullerianos e os andrógenos) atuam para a diferenciação fenotípica dos machos. Na ausência dessas influências, o indivíduo irá desenvolver-se como fêmea (Knobil & Neil 1994, Knower *et al*. 2003). Atualmente já se sabe que o controle do processo de gonadogênese é bem mais complexo do que imaginado a princípio, podendo ser descrito como uma cascata de eventos envolvendo vários fatores transcricionais interelacionados, havendo genes relacionados ao X (gene DAX-1 dentro da região DSS – *Dosage Sensive Sex Reversal*, no braço curto do cromossomo X) e também genes autossômicos envolvidos no processo (como WT-1, localizado no cromossomo 11), que podem atuar antes (*upstream genes*) ou depois (*downstream genes*) da determinação testicular (Pallandi de Melo et al. 2005) . Um dos genes melhor estudado é o *SOX9*, localizado no cromossomo 17, que codifica um fator

de transcrição que em mamíferos tem sua atividade em níveis baixos antes da expressão de *Sry*, sendo ativado em machos pela presença de *Sry*. A capacidade de *Sry* em aumentar os níveis de *SOX9* parece estar relacionada com a sua interação com outro fator de transcrição, conhecido como *SF1* (*Stereroidogenic Factor 1*, codificado pelo gene Sf1, presente no cromossomo 9). A elevação dos níveis de *SOX-9* causa a diminuição da atividade de *Sry*, parecendo atuar como uma alça de retroalimentação negativa. Porém, é proposto que ao atuar com *SF1* o fator *SOX9* consegue autoregular sua própria ativação, mesmo depois da atividade de *Sry* ter cessado (Sekido & Lovell-Badge, 2008).. Um aspecto interessante é que a proteína codificada por *SOX9*, que também regula a ativação do gene do colágeno do tipo II, tem localização citoplasmática, mas torna-se de localização nuclear nas células progenitoras das células de Sertoli, ao início da diferenciação gonadal. Esta translocação, que acontece apenas em machos, parece ser um fator primordial para desencadear a diferenciação gonadal (Gasga et al, 2002), e sugere-se que seja regulada autocrinamente pelos níveis de prostaglandina D2 (Malki et al 2005).

Ao contrário do que ocorre em mamíferos, nos quais o sexo genético dos machos é XY e das fêmeas XX, as fêmeas de aves são heterogaméticas (ZW) enquanto os machos são homogaméticos (WW). Nesse grupo ainda não foi identificado um fator específico responsável pela diferenciação gonadal, semelhante ao *sry* dos mamíferos, mas sabemos que outros genes, como o já mencionado SOX9, parecem exercer importante papel na diferenciação gonadal em vertebrados não-mamíferos (Mizuno *et al*, 2002, Smith & Koopman 2004). Além disso, em aves a concentração adequada de estrógenos durante o período crítico é essencial para a diferenciação gonadal (Villalpando *et al*. 2000).

Por outro lado, em muitas espécies de peixes, anfíbios e répteis, a principal influência para a determinação sexual não é genética. Para algumas espécies a determinação sexual é temperatura–dependente, ou seja, o sexo depende da temperatura na qual os ovos foram incubados. Esse sistema de controle ambiental da diferenciação sexual já foi registrado em 28 espécies de tartarugas, várias espécies de lagartos e em virtualmente todas as espécies de crocodilos conhecidas. Em algumas espécies de tartarugas marinhas, ovos incubados a altas temperaturas diferenciam-se em fêmeas, enquanto o contrário é observado em alguns lagartos, nos quais ovos incubados a altas temperaturas diferenciam-se em machos (Uguz *et al.* 2003). Adicionalmente, em várias espécies de peixes teleósteos ocorre o chamado hermafroditismo protrândrico ou

protogínico, no qual os animais mudam de sexo ao longo da vida reprodutiva – seja a mudança de macho para fêmea (protrandria) ou de fêmea para macho (protoginia). Nas espécies protrândicas o sucesso reprodutivo das fêmeas depende do seu tamanho (diretamente relacionado à capacidade de gerar um maior número de ovos por desova). Assim, a adoção de uma ou outra tática depende do tamanho do animal, bem como de outros fatores a serem considerados – como o tamanho do parceiro e dos demais indivíduos da população, os custos da troca de sexo e a forma de transferência dos gametas (Angeloni *et al.* 2002).

Existem outros casos nos quais podem co-existir diferentes morfotipos de um mesmo sexo dentro da população, cada um expressando um tipo diferente de estratégia reprodutiva. É o caso de algumas espécies de peixes e anfíbios, nas quais machos de pequeno tamanho adotam a estratégia de "satélites", mantendo-se próximos aos territórios defendidos pelos machos maiores e aproveitando-se do momento em que estes estão copulando para liberar seus espermatozóides junto com os espermatozóides do macho territorial. Embora estratégias alternativas como esta nem sempre garantam um alto nível de sucesso, implicam em custos menores para os machos (nesse caso, eles não precisam defender territórios), o que parece explicar a sua adoção (Krebs & Davies 1993).

Competição por Parceiros Sexuais Cria Diferenças entre os Sexos

As bases teóricas dos mecanismos seletivos responsáveis pela ocorrência de dimorfismo físico e comportamental entre os sexos foram descritas por Darwin (1871) por meio do conceito de seleção sexual. Darwin desenvolveu o conceito de seleção sexual para tentar explicar a presença de determinadas características morfológicas em machos de algumas espécies (como as longas penas coloridas dos pavões e aves do paraíso, os grandes chifres dos alces e carneiros) que não poderiam ser explicadas pela seleção natural, uma vez que não pareciam contribuir para a sobrevivência dos indivíduos que as possuíam. Ao contrário, muitas dessas características tornavam esses machos mais visíveis aos predadores, menos ágeis e, portanto, mais expostos à predação. Assim, observando atentamente a função dessas especializações em cada espécie, Darwin propôs que algumas[38] das adaptações morfológicas apresentadas por

[38] É importante ressaltar que nem todas as diferenças de gênero relacionadas à reprodução devem ser consideradas como produto da seleção sexual. Revisão sobre esse tema é encontrada em Arnold (1983) e Halliday (1980).

machos (e com menor freqüência por fêmeas) de uma determinada espécie, relacionadas à reprodução, seriam resultantes de pressões seletivas decorrentes da competição por parceiros sexuais. Esses traços confeririam ao indivíduo uma vantagem, sobre indivíduos do mesmo sexo, na quantidade e/ou qualidade de parceiros para o acasalamento. A competição direta, ou seleção intra-sexual, usualmente presente em machos, levaria ao desenvolvimento de características físicas que lhes conferisse "armas" para o combate com outros machos (garras, dentes afiados, chifres, maior porte). A escolha do parceiro, ou seleção intersexual, usualmente presente em fêmeas, teria contribuído com o desenvolvimento de atributos ornamentais nos machos (plumagem colorida, tamanho da cauda, coloração da face) e da preferência das fêmeas por essas características.

A partir desse conceito de seleção sexual, vários modelos teóricos vêm sendo construídos, alguns deles enfocando os mecanismos imediatos, genéticos e fisiológicos, responsáveis pelo surgimento e perpetuação das diferenças entre os gêneros (Brown 1997, Mead & Arnold 2004), e de outros enfocando os fatores responsáveis pela ocorrência e intensidade da seleção sexual (Ralls 1977, Andersson 1994). Com relação à evolução de traços utilizados na competição direta por parceiros, vários estudos com diferentes grupos animais têm demonstrado a existência de correlação positiva entre a distribuição fenotípica do traço e o sucesso reprodutivo (presumido ou comprovado por DNA *fingerprinting*) dos indivíduos (Clutton-Brock 1989). Já no que diz respeito aos traços ornamentais relacionados à escolha do parceiro (seleção inter-sexual), existem diferentes modelos teóricos, ou explicações, que defendem diferentes mecanismos imediatos como responsáveis pelo surgimento e manutenção dessas características. Esses modelos podem ser agrupados em dois grandes grupos:

a) modelo surgido a partir do trabalho de Fisher (1930), o qual defende a existência de covariância genética entre a preferência da fêmea e a expressão do traço no macho (seleção desenfreada – *runaway selection*);
b) modelos que seguem a idéia do "princípio da desvantagem", proposto inicialmente por Zahavi (1975).

Segundo o modelo conhecido como seleção desenfreada, as características que são o alvo da seleção sexual (a preferência das fêmeas por determinado traço dos machos, e o desenvolvimento desse traço nos machos) são herdadas simultaneamente,

havendo apenas uma diferença entre os sexos com relação à sua expressão. Qualquer traço inicialmente favorecido pela seleção natural poderia tornar-se um sinalizador para a escolha de parceiros por parte da fêmea, caso ocorresse qualquer pequeno desvio ao acaso (deriva genética) na freqüência na qual indivíduos com forte preferência (ou forte expressão do traço) são representados na população. Esse desvio desencadearia o processo de exacerbação do traço nos machos e da preferência nas fêmeas, uma vez que os filhos desses cruzamentos, agora em maior número, herdariam tanto a forte preferência (filhotes fêmeas) quanto a vantagem atrativa (filhotes machos). Esse processo cessará apenas quando os custos em expressar o traço, em termos de viabilidade, superem os seus benefícios reprodutivos. Os modelos de seleção desenfreada, posteriormente complementados e testados por outros autores (por ex., O'Donald 1980, Moller 1988), não consideram que o traço preferido tenha qualquer valor adaptativo ou função como sinalizador de viabilidade dos machos que os possuem.

O segundo grupo de modelos, desenvolvidos a partir do trabalho de Zahavi (1975), baseia-se no princípio da desvantagem (*handicap*), ou seja, na idéia de que os traços escolhidos pelas fêmeas são aqueles com alto custo de manutenção e, por esse motivo, sinalizam a viabilidade do macho. Diferentes versões do princípio da desvantagem foram desenvolvidas por diferentes autores (por ex., Pomiankowski 1987). Uma derivação importante dessa idéia básica foi apresentada por Hamilton e Zuk (1982), que argumentam que os traços ornamentais apresentadas pelos machos sinalizam a sua resistência aos parasitas, uma vez que somente machos livres de infestações parasitárias poderiam apresentar cores e plumagens exuberantes.

Nenhum dos modelos acima descritos é facilmente testável na prática, uma vez que a quantificação do sucesso reprodutivo individual é sempre uma tarefa complexa e pouco precisa (ver Grafen 1988). Enquanto alguns autores procuram evidências a favor de um ou outro modelo (Grafen 1990, Bakker 1993), paralelamente outros autores constroem modelos que sugerem que ambos os processos (seleção desenfreada e princípio da desvantagem) podem co-existir em situações específicas (Eshel *et al.* 2000, 2002). Adicionalmente, alguns modelos mais recentes consideram o desenvolvimento da preferência da fêmea não por um, mas por vários traços simultaneamente (Pomiankowski & Isawa 1993). Alguns autores apontam ainda a necessidade de se estudar outros traços comportamentais que parecem ter-se desenvolvido por mecanismos de seleção sexual e que não foram abordados por Darwin (1871), como por

exemplo: a competição por esperma, a coerção sexual, o infanticídio e a competição desordenada (*scramble competition*) (Iwasa & Andersson 1996). Nesta última, os machos que são capazes de encontrar o maior número de fêmeas são os que obtêm o maior sucesso reprodutivo. Nesse caso, a seleção sexual favoreceria não o desenvolvimento de traços ligados a interações agressivas entre machos ou a atração das fêmeas, mas sim o desenvolvimento adicional dos órgãos sensoriais e locomotores dos machos.

Como vemos, a questão das causas próximas relacionadas ao desenvolvimento de características sexualmente dimórficas até hoje se apresenta como uma área intensamente estudada, na qual muitas questões permanecem a ser respondidas. Porém, sabemos que quanto mais intensa for a atuação da seleção sexual, maiores serão seus efeitos levando à diferenciação morfológica e comportamental entre os sexos. A densidade populacional e a razão sexual operacional são os principais fatores apontados como determinantes da intensidade da atuação da seleção sexual em cada espécie (Andersson 1994). Evidências concretas da ocorrência de variação no valor adaptativo das estratégias utilizadas pelos machos em função de variações na densidade populacional foram encontradas por Cezilly & Bertin (2003) em *Asellus aquaticus*, um crustáceo isópodo. Esses autores investigaram a influência relativa do tamanho corporal e do comprimento da antênula (órgão sensorial em crustáceos) para o sucesso de pareamento dos machos dessa espécie. Manipulando experimentalmente o tamanho da antênula dos machos esses autores encontraram que, em baixas densidades, o tamanho da antênula (relacionado á habilidade em encontrar uma fêmea) tem tanta ou maior importância que o tamanho corporal dos machos (relacionado à defesa da fêmea contra outros machos).

A razão sexual operacional é definida por Emlen & Oring (1977) como a razão entre o número de fêmeas fertilizáveis com relação ao número de machos sexualmente ativos na população, em um dado momento. Seguindo esse conceito, um alto nível de competição por parceiros pode ocorrer mesmo em espécies nas quais não ocorram desvios na razão sexual, se houver variação no nível de fertilidade ou assincronia reprodutiva entre as fêmeas. Esses fatores determinam o ganho potencial dos machos na competição por parceiros. Ou seja, a capacidade de monopolização de fêmeas por parte dos machos depende do nível de agrupamento (espacial e temporal) das fêmeas sexualmente receptivas (Wrangham 1987, van Schaik 1989).

SISTEMAS DE ACASALAMENTO E CUIDADO PARENTAL

Distribuição dos Recursos e do Cuidado Parental Define o Sistema de Acasalamento

A capacidade de monopolização de parceiros é um conceito central para a previsão da intensidade da atuação da seleção sexual e também para a definição do sistema de acasalamento adotado pelas espécies (Tabela 2).

Para explicar a ocorrência de poliginia de defesa de recursos, em espécies territoriais de aves e mamíferos, Orians (1969) desenvolveu o modelo de "limiar de poliginia". Segundo esse modelo, em ambientes nos quais os recursos estão condensados em áreas pequenas e defensáveis, o número de fêmeas que um macho consegue monopolizar depende do padrão de distribuição espacial dos recursos. A heterogeneidade na distribuição dos recursos leva à ocorrência de diferenças expressivas na qualidade dos territórios defendidos pelos machos. Se essa diferença for de tal magnitude que torne mais vantajoso para uma fêmea ser a segunda fêmea a reproduzir em um território rico de um macho já acasalado, do que ser a primeira fêmea a reproduzir em um território pobre de um macho não acasalado, é alcançado o limiar de poliginia. Caso essa diferença de qualidade entre os territórios não seja tão grande, será mais vantajoso para a fêmea reproduzir com o macho não acasalado - já que nesse caso a fêmea não precisará dividir nem o alimento nem o cuidado parental do macho com a prole de outra fêmea - levando ao desenvolvimento de um sistema monogâmico. Esse modelo mostrou ser aplicável a muitas espécies (Wittenberger 1979). Todavia, outros fatores podem influenciar na definição do sistema de acasalamento.

Nos casos em que os machos não oferecem recursos, como em espécies nas quais as fêmeas são sociais e movem-se por áreas extensas, em busca de alimento, os machos não defendem territórios, e sim as fêmeas sob seu controle, ocorrendo nesses casos a chamada poliginia de defesa da fêmea. Em função do nível de sincronicidade reprodutiva das fêmeas, esses haréns podem ser sazonais (por ex., cervos *Cervus elaphus*) ou permanentes (por ex., babuínos *Papio hamadryas*). Os machos podem também se agrupar temporariamente durante a estação reprodutiva nos chamados territórios de exibição, o que dá origem aos chamados sistemas de "arena", nos quais os machos exibem-se para as fêmeas (revisão em Wittenberger 1979). Nos casos em que os machos oferecem algum tipo de recurso, os recursos alimentares do território não são os

únicos que podem ser oferecidos. Entre os recursos críticos para a reprodução, o cuidado parental, que pode incluir desde a construção de ninhos, a alimentação, defesa e transporte dos filhotes, é um dos principais fatores que determinam o sistema de acasalamento. Nos casos em que o sucesso reprodutivo do par seja expressivamente maior com cuidado biparental do que com cuidado uniparental, e houver poucas chances de novos acasalamentos para o macho, este deverá manter-se ao lado da fêmea e auxiliar no cuidado à prole (Maynard-Smith 1977). Este parece ser o caso para a maioria das espécies de aves. Nesse grupo, 90% das espécies são monogâmicas e o macho oferece algum tipo de cuidado parental (Wittenberger & Tilson 1980), tais como: construção do ninho, incubação dos ovos, proteção e alimentação das fêmeas e dos filhotes.

Em mamíferos, nos quais o embrião desenvolve-se no interior do corpo da fêmea e o leite oferecido pela fêmea é a principal fonte de nutrição dos filhotes, os machos têm menores oportunidades de intervir de forma efetiva. Provavelmente por esse motivo o cuidado paternal seja um evento raro entre mamíferos, ocorrendo em cerca de 9 a 10% dos gêneros. Kleiman e Malcolm (1981) classificam o cuidado oferecido por machos de mamíferos em dois tipos: cuidado direto, que inclui as atividades que o macho exerce que têm uma influência imediata sobre a sobrevivência dos filhotes, e cuidado indireto, que inclui aquelas atividades que o macho pode exercer na ausência dos filhotes e têm efeitos de longo prazo sobre a sobrevivência destes. Como exemplos de cuidado direto esses autores citam atividades tais como alimentar, carregar, catar, dormir e brincar com os filhotes; exemplos de cuidado indireto incluem a proteção do território, construção de abrigos e proteção da fêmea – muitos dos quais podem ser incidentais, ou seja, expressos sem o objetivo de aumentar a probabilidade de sobrevivência dos filhotes. Entre os mamíferos, a maioria das espécies que apresenta cuidado paternal pertence a três ordens – primatas, carnívoros e perissodátilos (30% a 40% dos gêneros), ocorrendo também em insetívoros, morcegos, lagomorfos, roedores, cetáceos e artiodáctilos (10% dos gêneros) – embora nesses casos possa ser raro ou irregular (Clutton-Brock 1991). A ocorrência de cuidado paternal em mamíferos, assim como em aves, está fortemente relacionada à monogamia e ao sistema de cuidado comunal (Mock & Fugioka 1990).

Embora a definição de cuidado comunal esteja baseada em padrões comportamentais relacionados ao comportamento reprodutivo, o sistema de cuidado comunal caracteriza-se mais acuradamente como um sistema social e não como um sistema de acasalamento, podendo ocorrer diferentes sistemas de acasalamento em

espécies que apresentam cuidado comunal (Alcock 1993, Ziegler 2000). Além disso, existe certa controvérsia na utilização desse termo. Historicamente, os termos cuidado comunal (*communal care*) e reprodução cooperativa *(cooperative breeding*) têm sido utilizados e entendidos por alguns autores como intercambiáveis, embora possa haver grande variação no nível de monopolização reprodutiva em espécies que apresentam cuidado comunal. A presença de ajudantes que auxiliam no cuidado aos filhotes não necessariamente implica que todos os envolvidos no cuidado produzam filhotes (Brown *et al,* 1982, Tardif 1993). A participação coletiva tanto na produção quanto na criação dos filhotes parece mais presente em aves, enquanto em mamíferos a ocorrência de cuidado comunal está, via de regra, ligada a algum nível de monopolização reprodutiva (Abbott *et al*. 1998).

Entre primatas, aqueles pertencentes à família Callitrichidae caracterizam-se por apresentar cuidado comunal à prole (Ingram 1977). Esses animais organizam-se em grupos familiares ampliados, nos quais o pai e os demais membros não-reprodutivos do grupo atuam como ajudantes no cuidado à prole (Snowdon 1996). Além do fato de apresentarem cuidado aloparental, os calitriquídeos possuem outras características únicas entre primatas, relacionadas à fisiologia reprodutiva e padrões motores do comportamento reprodutivo, que fizeram com que o comportamento social desses animais fosse extensivamente investigado ao longo das três últimas décadas.

Influências Hormonais Modulam a Expressão do Cuidado Parental

O cuidado parental apresenta forte modulação hormonal e, conforme anteriormente discutido, as fêmeas são na grande maioria dos casos as provedoras desse cuidado, já estando amplamente demonstrado na literatura a participação dos hormônios da gravidez (estrógeno e progesterona) e da lactação (prolactina, ocitocina) na modulação da resposta de cuidado materno.

Em aves, roedores e alguns primatas, a participação dos hormônios, particularmente da prolactina, é crítica para a expressão do cuidado parental. Nas espécies em que o pai auxilia no cuidado à prole há evidências de que a resposta dos machos também recebe forte modulação hormonal. Assim sendo, muitos hormônios covariam com as atividades de cuidado parental e, segundo Ziegler (2000), a co-evolução entre os hormônios e os comportamentos por eles modulados podem ter

contribuído para a diversidade de sistemas de reprodução encontrados atualmente, o que reforça a indissociação entre os aspectos fisiológicos e motores do comportamento.

Dentre as estratégias dos machos de calitriquídeos, destaca-se o cuidado com a prole a partir dos primeiros dias do nascimento das crias até o período de desmame, o qual ocorre geralmente em torno do terceiro mês de vida pós-natal (Ximenes *et al*. 1996; Oliveira *et al.* 1996). Dados obtidos para machos de *C. jacchus* indicam que a prolactina se eleva quando os animais estão carregando os filhotes (Dixson & George 1982). Posteriormente, Mota e Sousa (2000) demonstraram que nessa espécie os níveis de prolactina dos machos, após o nascimento dos filhotes, são mais elevados do que os níveis apresentados por machos não reprodutores. Também nos ajudantes não reprodutores a prolactina se eleva, sugerindo uma ligação funcional entre o hormônio e a atividade comportamental de cuidado com a prole (Fig. 2).

Em primatas, assim como em outros grupos de mamíferos e em aves, os hormônios sexuais também têm sido relacionados ao cuidado parental (Ziegler 2000). Em *C. jacchus*, embora não tenha sido observada nenhuma modificação nos níveis de andrógenos ou estradiol fecais após o nascimento das crias, os machos apresentaram elevação significativa nos níveis de estradiol em torno do 2º mês de gestação das parceiras, período em que os níveis de gonadotrofinas coriônica decrescem e ocorre aumento significativo nos níveis de progesterona no sangue das fêmeas grávidas (Barbosa 2003). Ou seja, nessa espécie de primata que forma grupos familiares e na qual os machos são os principais cuidadores para os filhotes (Snowdon 1996), os hormônios estão intimamente ligados à expressão dos comportamentos de cuidado parental. Deve-se considerar, contudo, que a complexa vida social desses primatas, juntamente com os elevados custos energéticos relacionados à reprodução, levam também ao desenvolvimento de mecanismos complexos e precisos para a coordenação dos eventos reprodutivos. Na acirrada competição pela monopolização das oportunidades reprodutivas, o padrão das interações entre os membros do grupo também modula o comportamento e o perfil hormonal dos indivíduos.

EFEITO DO AMBIENTE SOCIAL SOBRE A REPRODUÇÃO

- Competição e hormônios sexuais em machos.

O fato de ser o sexo masculino aquele que geralmente compete pelo acesso a parceiras sexuais levou ao desenvolvimento de adaptações não só anatômicas, mas também fisiológicas e comportamentais nos machos, que lhes favorecesse alcançar o sucesso nas interações competitivas. A partir dessa constatação, há muito os pesquisadores vem investigando o possível papel dos hormônios sexuais masculinos como facilitadores e indutores da expressão de comportamentos territoriais e agressivos em machos, culminando com o desenvolvimento da chamada Hipótese do Desafio (*Challenge Hypothesis*), considerada como uma das principais teorias gerais no campo da endocrinologia comportamental.

A Hipótese do Desafio foi inicialmente proposta por Wingfield (1990), com o objetivo de explicar os complexos padrões de variação sazonal nos níveis de andrógenos observados em muitas espécies de aves. Este autor postulou que a testosterona e outros andrógenos podem assumir três níveis crescentes: (1) Um nível basal (nível A), característico dos períodos não-reprodutivos; (2) um nível sazonal (nível B), presente no período reprodutivo e induzido por pistas ambientais sazonais (como a variação na duração da fase clara do dia) e (3) um nível C, ou nível máximo, com duração e magnitude variáveis, que seria alcançado durante interações competitivas com outros machos ou com fêmeas receptivas. A razão entre os níveis C e B (C/B) foi chamado de **R** (responsividade dos andrógenos), que seria maior em espécies poligínicas com baixo nível de cuidado parental e menor em espécies monogâmicas com altos níveis de cuidado parental. Ao longo do tempo, resultados de estudos em diferentes taxa apóiam a hipótese do desafio, ao mesmo tempo que apontam para alguns ajustes e derivações. Hirschenauser et al. (2003) não encontraram um efeito significativo do nível de cuidado parental sobre a responsividade dos andrógenos, e Goymann et al (2007) propõem que essa responsividade seria melhor quantificada diferenciando-se a variação sazonal ($R_{sazonal}$) da variação imediata aos diferentes desafios sociais e ambientais ($R_{macho\text{-}macho}$, $R_{macho\text{-}fêmea}$, $R_{ambiental}$), e que esta correta quantificação necessita também do conhecimento sobre a resposta fisiológica máxima para a espécie ($R_{potencial}$).

A Hipótese do Desafio vem mostrando sua aplicabilidade em diferentes grupos de vertebrados (revisão em Hirschenhauser e Oliveira, 2006), havendo estudos também para a espécie humana, para a qual foi observado que a vitória em interações competitivas esportivas causa elevação dos níveis de testosterona em homens (Archer, 2006). Todavia, muitas questões ainda permanecem a ser investigadas como, por exemplo, o papel dos andrógenos na modulação da resposta sexual e agressiva em

fêmeas e a aplicabilidade da teoria para as espécies tropicais, submetidas a pressões e pistas ambientais diferentes das espécies que habitam áreas de clima temperado (Moore, 2007; Teichroeb & Sicotte, 2008).

- Competição e inibição reprodutiva em fêmeas

Além dos efeitos das variáveis ambientais anteriormente apresentadas, em espécies sociais a reprodução das fêmeas varia dentro de dois extremos: por um lado, sociedades nas quais apenas um indivíduo reproduz (eusocialidade), como por exemplo, no caso das abelhas e, por outro, espécies nas quais todas as fêmeas se reproduzem, como no caso das hienas (Abbott *et al.* 1998).

A ocorrência de inibição reprodutiva em fêmeas, ligada à competição social, também tem sido registrada em fêmeas de primatas, entre elas as fêmeas de sagüi do Nordeste, *C. jacchus*. Nessa espécie, embora não ocorram diferenças morfológicas entre os sexos, são encontradas diferenças expressivas de estratégia reprodutiva entre machos e fêmeas (Abbott *et al.* 1998, Saltzman *et al.* 1997a,b, Silva & Sousa 1997).

As estratégias sexuais das fêmeas de *C. jacchus* estão fortemente associadas aos mecanismos de disputa pelo posto social, com o estabelecimento de hierarquia de dominância podendo levar à inibição reprodutiva das fêmeas que, então, se tornam socialmente subordinadas (Abbott 1978, 1984, Abbott & George 1991). Todavia, podem ocorrer falhas nesses mecanismos inibitórios, o que parece ser modulado pelo ambiente social e nível de parentesco entre as fêmeas (Saltzman *et al*, 1997a,b, Sousa & Ziegler 1998, Ziegler & Sousa 2002). Diante do escape nos mecanismos de inibição, estudos realizados no ambiente natural demonstram que o infanticídio dos filhotes da fêmea subordinada é uma provável estratégia utilizada pelas fêmeas dominantes (Albuquerque 2003, Arruda *et al*. 2005). As fêmeas subordinadas, por sua vez, apresentam estratégias alternativas à inibição ovariana e insucesso produzido pelo infanticídio de sua prole, emigrando dos grupos naturais. Essa emigração pode ocorrer em diferentes condições reprodutivas das fêmeas: durante a ovulação, gravidez ou quando estão funcionalmente inibidas de reproduzir (Albuquerque 2003).

Feromônios e Reprodução

As influências que os membros de um grupo têm sobre os demais são muitas vezes mediadas por odores ou componentes químicos menos voláteis (feromônios)

provenientes de glândulas excretoras especializadas (Flowerdew 1987) (ver Snowdon, capítulo 7 deste livro). A importância dos feromônios para a reprodução é amplamente estudada em artrópodes, especialmente em insetos e crustáceos (p.ex. Gade & Hoffmann 2005; Dunham 1978). Dentre os crustáceos, a liberação de sinais químicos envolvidos na localização, reconhecimento e interação com potenciais parceiros sexuais é bem estabelecida para vários grupos, como copépodes (Lonsdale *et al.* 1997) e decápodos como caranguejos e lagostas (Bushmann, 1999, Cowan, 1991), sugerindo que nos artrópodes a comunicação química exerce um papel fundamental para a reprodução. Os vertebrados também apresentam elaborados sistemas de comunicação feromonal. Os odores são processados pelo sistema olfatório principal ou acessório (órgão vômero-nasal), modificando o comportamento ou a fisiologia do animal receptor (Firestein 2001).

Diferentes exemplos da atuação dos feromônios em roedores, caprinos e primatas mostram efeitos dramáticos sobre a reprodução. Em roedores, a partir dos trabalhos clássicos de Whitten (1959), investigações sobre o efeito do ambiente social sobre a reprodução mostraram que pode ocorrer um aumento do período entre estros quando as fêmeas estão convivendo em um mesmo ambiente com outras fêmeas, ou apenas com o odor de outras fêmeas adultas, o que foi denominado de Efeito Lee-Boot. A capacidade apresentada pelo odor da urina de machos em sincronizar o estro das fêmeas foi denominada Efeito Whitten. O fato de que a retirada do macho familiar e a colocação de um novo macho na gaiola leve fêmeas de camundongos recém-inseminadas a abortar e entrar em estro ficou conhecido como Efeito Bruce. Todos esses fenômenos evidenciam a importância do ambiente social na modulação da fisiologia e do comportamento reprodutivo em roedores.

Em primatas, a inibição reprodutiva a qual as fêmeas subordinadas de *C. jacchus* são submetidas parece ser mediada por sinais visuais e químicos. Smith e Abbott (1998) observaram que machos e fêmeas de *C. jacchus*, que apresentam órgão vomeonasal bem desenvolvido, quando expostos ao odor uma fêmea, foram capazes de discriminar se a fêmea estava na fase peri-ovulatória ou luteal do ciclo.

Em humanos é também proposta a existência de feromônios sexuais, que seriam moléculas derivadas dos hormônios sexuais. Em um estudo utilizando tomografia por emissão de pósitrons, Savic *et al.* (2005) demonstraram que áreas do hipotálamo anterior eram ativadas pelo feromônio masculino (AND – 4,16-androestadie-3-nona) em mulheres heterossexuais e homens homossexuais, enquanto o cérebro de homens

heterossexuais e mulheres homossexuais era ativado pelo feromônio feminino (EST-estra-1,3,5(10),16-tetrae-3-nol). Isto sugere uma base biológica para a preferência sexual em humanos – o que tem gerado acirrados debates no meio científico e nos movimentos sociais, ambos com representantes tanto contra quanto a favor dessa possibilidade.

Estresse e Reprodução

Além das alterações hormonais sexuais decorrentes das estratégias diferenciadas de machos e fêmeas, o funcionamento adrenal também se expressa de modo dimórfico em muitas espécies de mamíferos estudadas (Batle & Vale 2003), incluindo a espécie humana (Jezova *et al.* 1996, Troisi 2001). Em algumas espécies de primatas não humanos ocorrem adaptações no eixo hipotálamo-hipófise-adrenal (HHA) (Mendoza & Mason 1986, Crepeau & Newnan 1991), provavelmente dando suporte às estratégias reprodutivas de machos e fêmeas. Em *C. jacchus*, são observadas variações nos níveis de cortisol fecal, tanto em função do sexo quanto em resposta às variações no ambiente social (Fig. 3).

Estudo desenvolvido por nosso grupo permitiu demonstrar a ocorrência de diferenças individuais nos níveis basais de cortisol que apresentam correlação com o nível de responsividade ao estresse em uma população cativa de *C. jacchus* (Galvão-Coelho *et al.* 2008), o que, somando-se a já conhecida ocorrência de diferença entre gêneros na resposta ao estresse nessa espécie, aponta o sagüi como excelente modelo para a compreensão da resposta de estresse em humanos, caracterizada por diferenças entre gêneros e forte variação individual (Felder et al 2009). Dessa forma, o estudo sobre o dimorfismo endócrino de machos e fêmeas, relacionado às estratégias reprodutivas, constitui hoje um campo de investigação importante, com repercussões na fisiologia reprodutiva, resposta ao estresse e novas abordagens terapêuticas. Registros de infertilidade relacionados a quadros de estresse bem como com a inibição reprodutiva sazonal são exemplos de interações entre diferentes partes dos sistemas de regulação endócrina, respectivamente o adrenal e pineal, interferindo na reprodução. Vê-se, portanto, que além da regulação dentro do eixo hipotálamo-hipófise-gonadal, a reprodução sofre modulação por outros ramos do sistema endócrino, conferindo ainda mais complexidade à sua regulação, e a possibilidade de otimização do esforço reprodutivo em função tanto das condições do ambiente físico quanto do social.

REFERÊNCIAS

Abbott DH. 1978. The physical, hormonal and behavioural development of the common marmoset, *Callithrix jacchus jacchus*. pp. 99-106. *In*: Rothe H, Wolter HJ, Hearn JP (eds.). *Biology and Behaviour of Marmosets.* Göttingen: Eigenverlag.

Abbott DH. 1984. Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. *American Journal of Primatology* 6: 169-84.

Abbott DH, George LM. 1991. Reproductive consequences of changing social status in female commun marmosets. pp. 295-309. *In*: Box HO (ed.). *Primate Responses to Enviromental Change.* London: Chapman and Hall.

Abbott DH, Saltzman W, Schultz-Darken NJ, Tannenbaum PL. 1998. Adaptations to subordinate status in female marmoset monkeys. *Comparative Biochemestry and Physiology C, Toxicology and Pharmacology,* 119: 261-74.

Aktas M, Kumlu M, Eroldogan OT. 2003. Off-season maturation and spawning of *Penaeus semisulcatus* by eyestalk ablation and/or temperature-photoperiod regimes. *Aquaculture* 228: 361-70.

Albuquerque ACSR. 2003. *Estratégias reprodutivas de fêmeas de Callithrix jacchus em grupos poligínicos e monogâmicos no ambiente natural.* Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, RN.

Alcock J. 1993. *Animal behavior: An evolutionary approach.* 14ª ed. Massachussets: Sinauer Associates Publishers.

Amey PA, Whittier JM. 2000. Seasonal patterns of plasma steroid hormones in males and females of the bearded dragon lizard, *Pogona barbata*. *General and Comparative Endocrinology* 117: 335-42.

Andersson M. 1994. Sexual selection in relation to mating system and parental roles. *In*: Krebs JR, Clutton-Brock TH (eds.). *Sexual Selection.* New Jersey: Princeton University Press.

Angeloni L, Bradbury JW, Charnov EL. 2003. Body size and sex allocation in simultaneously hermaphroditic animals. *Behavioral Ecology* 13: 419-26.

Archetti MA. 2003. A selfish origin for recombination. *Journal of Theoretical Biology* 223: 335-46.

Arnold SJ. 1983. Sexual selection: the interface of theory and empiricism. pp. 3-32. *In*: Batenson P (ed.). *Mate Choice.* Cambridge: Cambridge University Press.

Arruda MF, Araújo A, Sousa MBC, Albuquerque ACSR, Yamamoto ME. 2005. Two breeding females within free-living groups may not always indicate polygyny: alternative subordinate female stratewgies in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 76: 10-20.

Bakker TCM. 1993. Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature* 363: 255-7.

Barbosa MFPP. 2003. *Níveis de esteróides e comportamentos sócio-sexuais do par reprodutor de Callithrix jacchus durante os períodos de gestação e pós-parto*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, RN.

Barton NH, Charlesworth D. 1988. Why sex and recombination? *Science*, 281: 1987-90.

Bateman AJ. 1948. Intersexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-68.

Batle TL, Vale WW. 2003. Increased depression-like behaviors in corticotropin-releasing factor receptor-2 deficient mice: sexually dichotomous responses. *Journal of Neuroscience* 23: 5295-301.

Bell G. 1982. *The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality*. Berkeley: University of California Press.

Bentley GE, Ball GF. 2000. Photoperiod-dependent and -independent regulation of melatonin receptors in the forebrain of songbirds. *Journal of Neuroendocrinology* 12: 745-52.

Bercovitch FB, Ziegler TE. 1988. Introduction to socioendocrinology. *In*: Ziegler TE, Bercovitch FB (eds.). *Socioendocrinology of Primate Reproduction: Monographs in Primatology*. New York: Wiley-Liss.

Bremermann HJ. 1980. Sex and polymorphism as strategies in host-pathogen interactions. *Journal of Theoretical Biology* 7: 671-702.

Brown JL. 1997. A theory of mate choice based on heterozygosoty. *Behavioral Ecology* 8: 60-5.

Brown JL, Brown EL, Brown SD, Dow DD. 1982. Helpers: effects of experimental removal on reproductive success. *Science* 215: 421-2.

Byrne G, Suomi SJ. 1999. Social separation in infant *Cebus apella*: patterns of behavioral and cortisol response. *International Journal of Developmental Neuroscience* 17: 265-74.

Carroll L. 1871. Through the looking glass and what Alice found there. Macmillan.

Cezilly F, Bertin A. 2003. Sexual selection, antennae length and the mating advantage of large males in *Asellus aquaticus. Journal of Evolutionary Biology* 16: 698-707.

Charnov EL. 2002. Reproductive effort, offspring size and benefit-cost ratios in the classification of life histories. *Evolutionary Ecology Research* 4: 749-58.

Clutton-Brock TH. 1989. *Reproductive Success: studies of individual variation in contrasting breeding system.* Chigaco: Chicago University Press.

Clutton-Brock TH. 1991. Parental care in birds and mammals. pp.132-56. *In*: Krebs JR, Clutton-Brock TH (eds.) *The Evolution of Parental Care: Monographs in Behavior and Ecology.* New Jersey: Princeton University Press.

Crepeau LJ, Newman JD. 1991. Gender differences in reactivity of adult squirrel monkeys to short-term environmental challenges. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 15: 469-71.

Crews D. 2003. Sex determination: where environment and genetics meet. *Evolution & Development* 5: 50-5.

Daly M, Wilson M. 1983. *Sex, Evolution, and Behavior.* 2ª ed. Belmont: Wadsworth Publishing Company.

Darwin CR. 1981. Sexual selection. *In*: Darwin CR. *The descent of man, and selection in relation to sex.* New Jersey: Princeton University Press. [Reprint of the 1871 ed. Published by J. Murray, London.]

Dawson A, King VM, Bentley GE, Ball GF. 2001. Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of Biological Rhythms* 16: 365-80.

Oliveira MS, Lopes FA, Alonso C, Yamamoto ME. 1999. The mother's participation in infant carrying in captive groups of *Leontopithecus chrysomelas* and *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica* 70: 146-53.

di Bitetti MS, Janson CH. 2000. When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in neotropical primates. *American Journal of Primatology* 50: 109-30.

Dittami JP. 1987. A comparison of breeding and moult cycles and life stories in two tropical starling species: The blue-eared glossy starling, *Lamprotornis chalybaeus*, and Ruppel's long-tailed glossy starling, *L. purpuropterus*. *IBIS* 129: 69-85.

Dixson AF, George L. 1982. Prolactin and parental behavior in a male New World primate. *Nature* 299: 551-3.

Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 147: 215-23.

Eshel I, Sansone E, Jacobs F. 2002. A long-term genetic model for the evolution of sexual preference: the theories of Fisher and Zahavi re-examined. *Journal of Mathematical Biology* 45: 1-21.

Eshel I, Volovik I, Sansone E. 2000. On Fisher-Zahavi's handicapped sexy son. *Evolutionary Ecology Research* 2: 509-23.

Firestein S. 2001. How the olfactory system makes sense of scents. *Nature* 413: 211-8.

Fisher RA. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection.* New York: Clarendon Press.

Flowerdew JR. 1987. Effects of the environment on reproduction. *In*: *Mammals: Their Reproductive Biology and Population Ecology*. London: Edward Arnold Publishers Ltda.

Freeman DA, Larkin JE, Seliby L. 2002. Testicular and somatic growth in Siberian hamsters depend on the melatonin-free interval between twice daily melatonin signals. *Journal of Neuroendocrinology* 14: 228-33.

Gerlach T, Aurich JE. 2000. Regulation of seasonal reproductive activity in the stallion, ram and hamster. *Animal Reproduction Science* 58: 197-213.

Grafen A. 1982. How not to measure inclusive fitness. *Nature* 298: 425-6.

Grafen A. 1990. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal of Theoretical Biology* 144: 473-516.

Gundogan M, Baki D, Yeni D. 2003. Reproductive seasonality in sheep. *Acta Agriculturae Scandinavica Section A: Animal Science* 53: 175-9.

Gwinner E. Circannual rhythms in birds. *Current Opinion in Neurobiology* 13: 770-8.

Halliday T. 1980. *Sexual Strategies.* Chicago: Chicago University Press.

Hamilton WD. 1980. Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* 35: 282-90.

Hamilton WD, Axelrod R, Tanese R. 1990. Sexual reproduction as a adaptation to resist parasites (a review). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87: 3566-73.

Hamilton WD, Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-7.

Han T, Han Y-S, Kim K-Y, Kim J-H, Shin H-W, Kain JM, Callow JA, Callow ME. 2003. Influences of light and UV-B on growth and sporulation of the green alga *Ulva pertusa* Kjellman. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 290: 115-31.

Harris EH. 2001. *Chlamydomonas* as a model organism. *Annual Review of Plant Physiology: Plant Molecular Biology* 52: 363-406.

Hennessy MB, Mendoza SP, Mason WA, Moberg GP. 1995. Endocrine sensitivity to novelty in squirrel monkeys and titi monkeys: species differences in characteristic

modes of responding to the environment. *Physiology and Behavior* 57: 331-8.

Howard RS, Lively CM. 1994. Parasitism, mutation accumulation and the maintenance of sex. *Nature* 367: 554-7.

Howard RS, Lively CM. 1998. The maintenance of sex by parasitism and mutation accumulation under epistatic fitness functions. *Evolution* 52: 604-10.

Howard RS, Lively CM. 2002. The Ratchet and the Red Queen: the maintenance of sex in parasites. *Journal of Evolutionary Biology* 5: 648-56.

Ingram JC. 1977. Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Animal Behaviour* 25: 811-27.

Isawa Y, Andersson M. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 53-8.

Jaenike J. 1978. An hypothesis to account for the maintenance of sex within populations. *Evolutionary Theory* 3: 191-4.

Jesova D, Jurankova E, Mosnarova A, Kriska M, Skultetyova I. 1996. Neuroendocrine response during stress with relation to gender differences. *Acta Neurobiologiae Experimentalis* 56: 779-85.

Kleiman DG, Malcolm JR. 1981. The evolution of male parental investment in mammals. pp. 347-87. *In*: Gubernick DJ, Klopfer PH (eds.). *Parental Care in Mammals.* New York: Plenum Press.

Knower KC, Kelly S, Harley VR. 2003. Turning on the male – SRY, SOX9 and sex determination in mammals. *Cytogenetic and Genome Research* 101: 185-98.

Kondrashov AS. 1988. Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction. *Nature* 336: 435-40.

Kowalewska W, Kmiec M, Kulig H. 2004. Melatonin and melatonin receptors. *Medycyna Weterynaryjna* 60: 899-901.

Krebs JR, Davies NB. 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology.* 3ª ed. Oxford: Blackwell Science.

Lawrence AJ, Soame JM. 2004. The effects of climate change on the reproduction of coastal invertebrates. *IBIS* 146: 29-39.

Lindburg DG. 1987. Seasonality of reproduction in primates. pp. 167-218. *In*: Mitchell G, Erwin J (eds.). *Comparative Primate Biology: Behavior, Cognition and Motivation.* New York: Alan R. Liss.

Margulis L, Sagan D. 2002. *O que é sexo?* Rio de Janeiro: Jorge Zahar.

Maynard-Smith J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour* 25: 1-9.

Maynard-Smith J. 1978. *The Evolution of Sex.* Cambridge: Cambridge University Press.

Maynard-Smith J. 1988. Selection for recombination in a polygenic model: the mechanism. *Genetical Research* 51: 59-63.

Mead LS, Arnold SJ. 2004. Quantitative genetic models of sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 264-71.

Mendonza SP, Manson WA. 1986. Contrasting responses to intruders and to involuntary separation by monogamous and polygynous New World monkeys. *Physiology and Behavior* 38: 795-801.

Mizuno S, Kunita R, Nakabayashi O, Kuroda Y, Arai N, Harata M, Ogawa A, Itoh Y, Teranishi M, Hori T. 2002. Z and W cromossomes of chickens: studies on their gene functions in sex determination and sex differentiation. *Cytogenetic and Genome Research* 99: 236-44.

Mock DW, Fujioka M. 1990. Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* 5: 39-42.

Moller AP. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 332: 640-2.

Mooney SM. 1992. *The Evolution of Sex: A Historical and Philosophical Analysis.* Boston: Boston University Press.

Mota MT, Sousa MBC. 2000. Prolactin levels of fathers and helpers related to alloparental care in common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica* 71: 22-6.

Muller HJ. 1932. Some genetic aspects of Sex. *American Naturalist* 66: 118-38.

Muller HJ. 1950. Our load of mutations. *American Journal of Human Genetics* 2: 111-76.

Muller HJ. 1964. The relation of recombination to mutational advance. *Mutation Research* 1: 2-9.

Nakagawa N. 2000. Foraging energetics in patas monkeys (*Erythrocebus patas*) and tantalus monkeys (*Cercopithecus aethiops tantalus*): implications for reproductive seasonality. *American Journal of Primatology* 52: 169-85.

Naldi M, Viaroli P. 2002. Nitrate uptake and storage in the seaweed *Ulva rigida* C. Agardh in relation to nitrate availability and thallus nitrate content in a eutrophic

coastal lagoon (Sacca di Goro, Po River Delta, Italy). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 269: 65-83.

O'Donald P. 1980. *Genetic Models of Sexual Selection.* Cambridge: Cambridge University Press.

Orians GH. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist* 103: 589-603.

Pang SJ, Luning K. 2004. Photoperiodic long-day conrol of sporophyll and hair formation in the brown alga *Undaria pinnatifida*. *Journal of Applied Phycology* 16: 83-92.

Pomiankowski A. 1987. The costs of choice in sexual selection. *Journal of Theoretical Biology* 128: 195-218.

Pomiankowski A, Iwasa Y. 1993. Evolution of multiple sexual preferences by fisher runaway process of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* 253: 173-81.

Putterill J, Laurie R, Macknight R. 2004. It's time to flower: the genetic control of flowering time. *Bioessays* 26: 363-73.

Pomiankowski A, Nothiger R, Wilkins A. 2004. The evolution of the *Drosophila* sex-determination pathway. *Genetics* 166: 1761-73.

Ralls K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *American Naturalist* 111: 917-38.

Richard S, Couvet C, Valero M. Evolution of the alternation of haploid and diploid phases in life cycles. II. Maintenance of the haplo-diplontic cycle. *Journal of Evolutionary Biology* 6: 263-80.

Saltzman W, Schultz-Darken N, Abbott DH. 1997a. Behavioral and social correlates of escape from suppression of ovulation in female common marmosets housed with natal family. *American Journal of Primatology* 41: 1-21.

Saltzman W, Schultz-Darken NJ, Abbott DH. 1997b. Familial influences on ovulation function in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology* 41: 159-77.

Sheldon BC. 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 397-402.

Silva HP, Sousa MBC. 1997. The pair-bond formation and is role in the stimulation of reproductive function in female common marmosets, *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology* 18: 389-400.

Simonet G, Poels J, Claeys I, van Loy T, Franssens V, de Loof A, vanden Broeck J. 2004. Neuroendocrinological and molecular aspects of insect reproduction. *Journal of Neuroendocrinology* 16: 649-59.

Smith JM, Koopman PA. 2004. The ins and outs of transcriptional control: nucleocytoplasmatic shuttling in development and disease. *Trends in Genetics* 20: 4-9.

Snowdon CT. 1996. Infant Care in Cooperatively Breeding Species. pp. 643-89. *In*: Rosenblatt JA, Snowdon CT (eds.). *Parental Care: Evolution, Mechanisms and Adaptative Significance.* San Diego: Academic Press.

Sousa MBC, Silva HPA, Cirne MFC, Mota MTS. 1999b. Reproductive performance and birth seasonality in a south-american breeding colony of common marmosets, *Callithrix jacchus. Primates* 40: 327-36.

Sousa MBC, Silva HPA, Vidal JF. 1999a. Litter size does not interfere with fertility in common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica* 70: 41-6.

Sousa MBC, Ziegler TE. 1998. Diurnal variation on the excretion patterns of fecal steroids in common marmoset (*Callithrix jacchus*) females. *American Journal of Primatology* 46: 105-17.

Stelzer CP, Snell TW. 2003. Induction of sexual reproduction in *Brachionus plicatilis* (Monogononta, Rotifera) by a density-dependent chemical cue. *Limnology and Oceanography* 48: 939-43.

Talman AM, Domarle O, McKenzie FE. 2004. Gametocytogenesis: the puberty of Plasmodium falciparum. *Malaria Journal* 3.

Tang-Martinez Z. 2000. Paradigms and primates: Bateman's principle, passive females, and perspectives from other taxa. pp. 261-74. *In*: Trum SC, Fedigan LM (eds.). *Primates Encounters: models of science, gender and society.* Chicago: Chicago University Press.

Tardif SD, Harrison ML, Simek MA. 1993. Communal infant care in marmosets and tamarins: relation to energetics, ecology, and social organization. pp. 220-34. *In*: Rylands AB (ed.). *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology.* Oxford: Oxford University Press.

Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. pp 136-179. *In*: *Sexual Selection and the descend of the man 1871-1971.* Chicago: Aldine.

Troisi A. 2001. Gender differences in vulnerability to social stress: A Darwinian perspective. *Physiology and Behavior* 73: 443-9.

Tsubota T, Howell-Skalla L, Nitta H, Osawa Y, Mason JI, Meiers PG, Nelson RA, Bahr JM. 1997. Seasonal changes in spermatogenesis and testicular steroidogenesis in the male black bear *Ursus americanus*. *Journal of Reproduction and Fertility* 109: 21-7.

Uguz C, Mesude I, Togan I. 2003. Developmental genetics and physiology of sex differentiation in vertebrates. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 14: 9-16.

van Schaik CP. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. pp. 185-218. *In*: Standey V, Foley RA (eds.). *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and other Mammals.* Oxford: Blackwell.

Villalpando I, Sánchez-Bringas G, Sánchez-Vargas I, Pedernera E, Villafán-Monroy H. 2000. The P450 aromatase (P450arom) gene is asymmetrically expressed in a critical period for gonadal sexual differentiation in the chick. *General and Comparative Endocrinology* 117: 325-34.

Volpato GL, Duarte CRA, Luchiari AC. 2004. Environmental color affects Nile tilapia reproduction. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 37: 479-83.

Wedell N, Gage MJG, Parker GA. 2002. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 313-20.

West SA, Lively CM, Read AF. 1999. A pluralist approach to sex and recombination. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 1003-12.

Whitehouse BJ, Abayasekara DRE. 2000. Adrenocortical function in a new world primate, the marmoset monkey, *Callithrix jacchus. General and Comparative Endocrinology* 120: 2-7.

Whitten WK. 1959. Occurrence of anoestrus in mice caged in groups. *Journal of Endocrinology* 18: 102-7.

Wittenberger JF, Tilson RL. 1980. The evolution of monogamy: Hypotheses and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 197-232.

Wittenberger JF. 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. *In*: Marler P, Vandenburgh J (eds.). *Handbook of Behavioral Neurology: Social Behavior and Communication.* New York: Plenum Press.

Wrangham RW. 1987. Evolution of social structure. pp. 282-96. *In*: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Strushaker TT (eds.). *Primate Societies.* Chicago, University of Chicago Press.

Wuethrich B. 1998. Why sex? Putting theory to the test. *Science* 281: 1980-2.

Ximenes MFFM, Sousa MBC. 1996. Family composition and the characteristics of parental care during the nursing phase of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates* 37: 175-83.

Zahavi A. 1975. Mate selection- a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-14.

Ziegler TE. 2000. Hormones associated with non-maternal infant care: A review of mammalian and avian studies. *Folia Primatologica* 7: 6-21.

Ziegler TE, Epple G, Snowdon CT, Porter TA, Belcher AM, Kuderling I. 1993. Detection of the chemical signals of ovulation in the cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus. Animal Behaviour* 45: 313-22.

Ziegler TE, Sousa MBC. 2002. Parent-daughter relationships and social controls on fertility in female common marmosets, *Callithrix jacchus. Hormones and Behavior* 42: 356-67.

FIGURAS

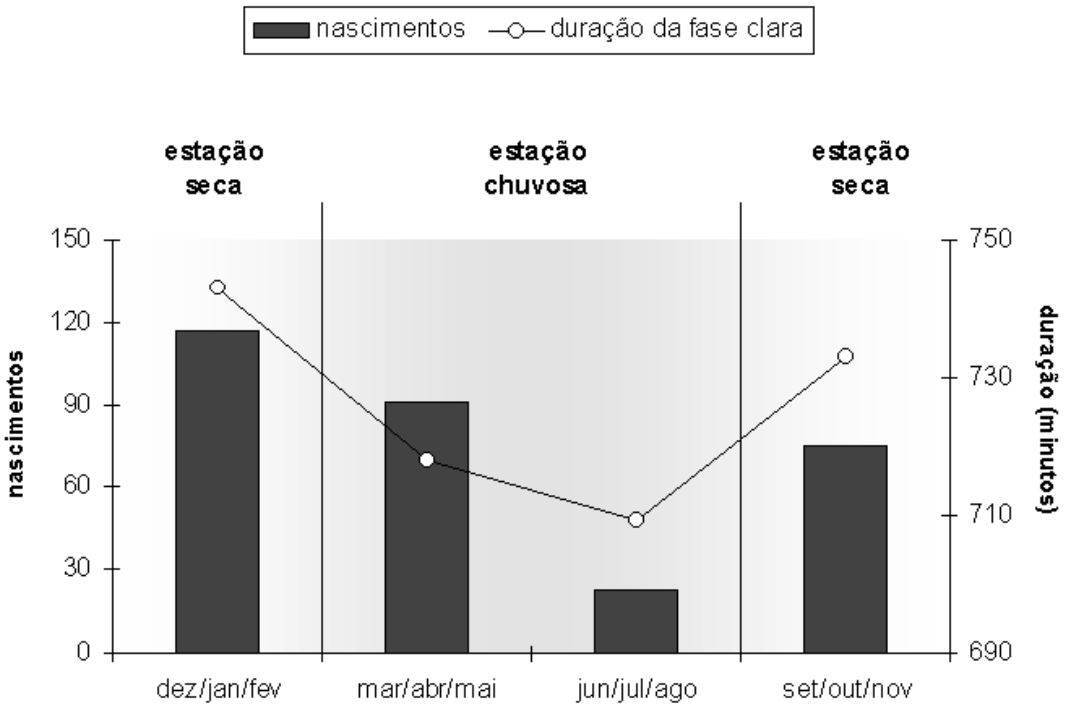


Figura 1 – Valores absolutos de nascimentos de filhotes na colônia do Núcleo de Primatologia, Natal, RN, durante estações secas e chuvosas, coligidos durante seis anos consecutivos (1990 a 1995). Adaptado de Sousa *et al.*, 1999a.

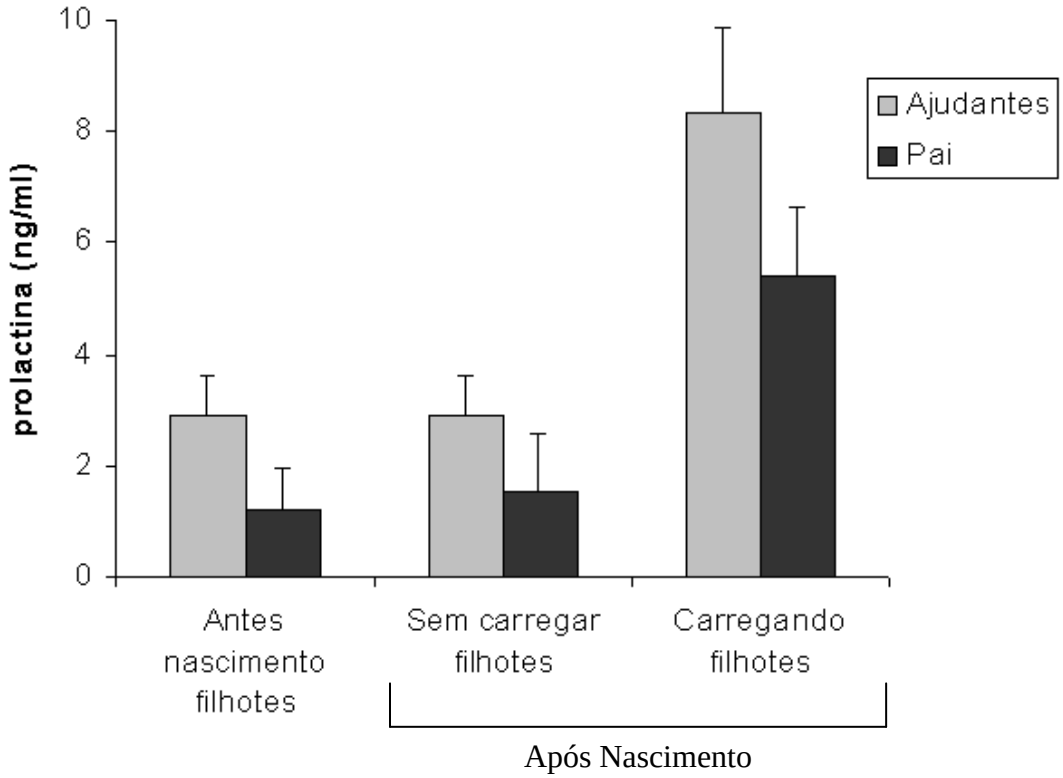


Figura 2 – Níveis plasmáticos de prolactina em pais e ajudantes do sagüi *Callithrix jacchus*, antes e após o nascimento dos infantes no grupo familiar. ANAVA, * $p < 0,05$. (Adaptado de Mota & Sousa, 2000).

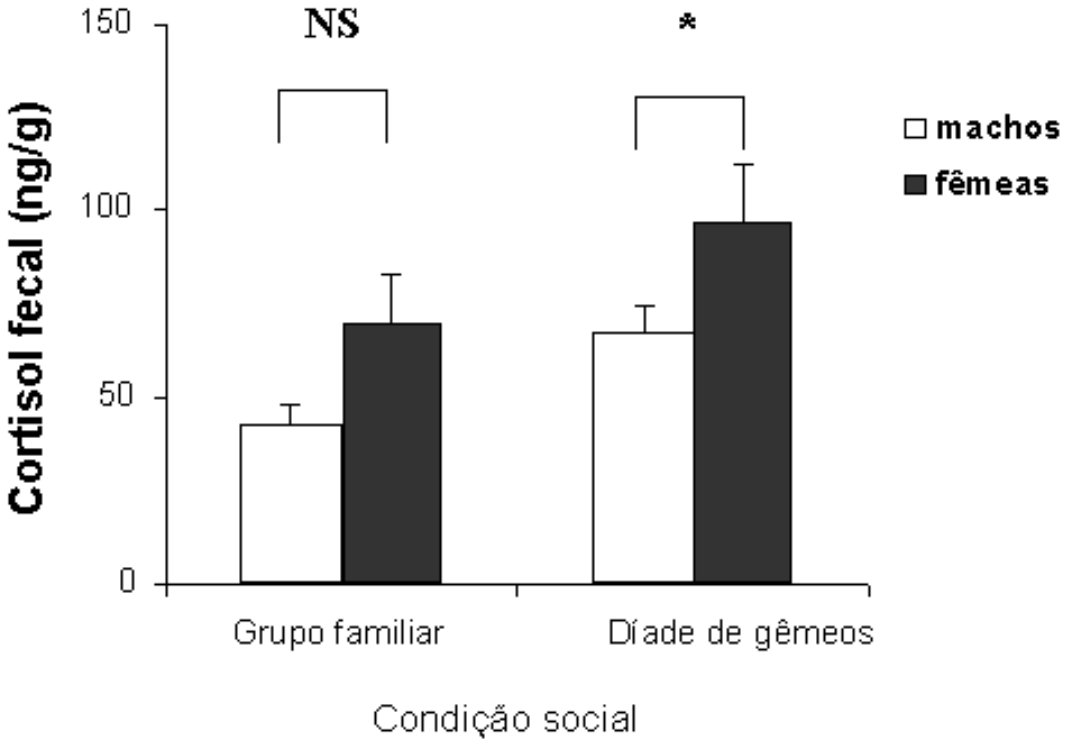


Figura 3 – Efeito do tipo de convívio social nos níveis de cortisol fecal em machos e fêmeas sub-adultas em sagüis *Callitrhix jacchus*. Concentração média de cortisol fecal (+ E.P.M., n = 7). Grupo familiar = animal focal vivendo em seu grupo familiar; Díade de gêmeos = animal focal isolado de seu grupo familiar, mas em companhia da(o) irmã(ao) gêmea(o).

Tabela 1 – Classificação dos organismos sexuados quanto à produção de gametas, presença de gônadas, forma de fecundação e desenvolvimento do embrião.

Reprodução Sexuada				
	GAMETAS	Iguais	Isogamia	
		Diferentes para ♂e ♀	Heterogamia (♀ grande; ♂pequeno)	
			Oogamia (♀ grande; ♂pequeno e móvel)	
	GÕNADAS	Indivíduo com gametas ♂e ♀	Monóico (espécies hermafroditas - simultâneos e seqüenciais)	
		Indivíduo com gameta ♂ou ♀	Dióico (espécies gonocóricas)	
	FECUNDAÇÃO	Quanto ao meio	Interna (interior do organismo parental)	
			Externa (ambiente externo)	
		Quanto à ocorrência	Ausente	Espécies que apresentam Partenogênese ocasional
			Presente	Autofecundação (monóicos)
				Cruzada (monóicos/dióicos)
	PRODUÇÃO DA PROLE	Quanto ao local de crescimento do embrião	Ovípara (fora do organismo parental)	
			Ovovivípara (predominantemente fora)	
			Vivípara (dentro do organismo parental)	
	DESENVOLV. DO EMBRIÃO	Quanto às fases larvais	Ausente	Direto
			Presente	Indireto

TABELA 2 – Classificação dos sistemas de acasalamento segundo critério espacial, temporal, ecológico, e genético.

Classificação geral	**Classificação Espacial[a]**	**Classificação Temporal[a]**	**Classificação Ecológica[b]**	**Classificação Genética[c]**
I- MONOGAMIA: Associação prolongada e acasalamentos essencialmente exclusivos entre um macho e uma fêmea por vez.	***Monogamia Territorial:*** O par monogâmico compartilha um território comum. ***Monogamia de Defesa da fêmea:*** Cada macho defende o acesso a uma fêmea, em vez de defender um território. ***Monogamia baseada em Dominância:*** Fêmeas mantêm associações monogâmicas em um grupo social dominando as fêmeas mais subordinadas.	***Monogamia Serial:*** Indivíduos de ambos os sexos usualmente acasalam com novos parceiros a cada ano ou a cada estação reprodutiva. ***Monogamia Permanente:*** Pares permanecem juntos por toda a vida, só havendo troca de parceiro se não houver sucesso reprodutivo.	***Monogamia:*** Quando nenhum dos sexos tem oportunidade de monopolizar parceiros adicionais, seja diretamente ou através do controle de recursos. Pode ocorrer em seqüência .	Igual número de machos e fêmeas contribui com gametas para a formação dos zigotos
II-POLIGINIA: Associação prolongada e acasalamentos essencialmente exclusivos entre um macho e duas ou mais	***Poliginia Territorial:*** Diversas fêmeas se acasalam com ao menos alguns machos territoriais.	***Poliginia Sucessiva:*** Machos adquirem as parceiras em sucessão temporal	***Poliginia de defesa de recursos:*** Machos defendem recursos essenciais às fêmeas, quando estes estão irregularmente distribuídos ou agregados em algumas áreas.	Mais fêmeas do que machos contribuem com gametas para a formação dos zigotos

fêmeas por vez.				
	Poliginia de Defesa da fêmea (de harém): Um único macho defende o acesso a um grupo de fêmeas.	***Poliginia Simultânea:*** Machos adquirem todas as suas parceiras ao mesmo tempo.	***Poliginia de Defesa da fêmea (de harém):***Fêmeas mantêm-se agregadas por razões não reprodutivas; ocorrência de assincronia reprodutiva entre fêmeas	

			Poliginia de dominância: Quando o ambiente não permite monopolização direta das fêmeas ou de recursos, ,machos definem relações de dominância entre eles; podendo levar à: ***a- Poliginia de lek:*** quando os movimentos das fêmeas são previsíveis, as fêmeas são relativamente assincrônicas ***b- Agregações de reprodução explosiva:*** quando o período de acasalamento é altamente sincrônico para machos e fêmeas.	
III-POLIANDRIA: Associação prolongada e acasalamentos essencialmente exclusivos entre uma	***Poliandria Territorial:*** Diversos machos se acasalam com ao menos algumas fêmeas territoriais	***Poliandria sucessiva:*** Fêmeas adquirem os parceiros em sucessão temporal	***Poliandria de defesa de recursos:*** Fêmeas controlam ou têm acesso a vários machos monopolizando recursos essenciais.	Mais machos do que fêmeas contribuem com gametas para a formação dos zigotos

fêmea e dois ou mais machos por vez.	***Poliandria não Territorial:*** Fêmeas abandonam o primeiro parceiro e acasalam com um novo macho em outro local	***Poliandria Simultânea:*** Fêmeas adquirem todos os suas parceiros ao mesmo tempo.	***Poliandria de acesso à fêmea:*** Fêmeas limitam o acesso de outras fêmeas aos machos através de nterações agressivas entre si.	
IV-PROMISCUIDADE: Ausência de associação prolongada entre os sexos e ocorrência de acasalamentos múltiplos em pelo menos um dos sexos.	***Promiscuidade de Disseminação:*** gametas são lançados no ambiente, prevalecendo a competição por esperma. ***Promiscuidade de Sobreposição:*** Ocorrência de acasalamentos promíscuos durante breves visitas de um sexo ao território do outro sexo ***Promiscuidade de Arena:*** (*) Macho defende uma área de exibição usada exclusiva ou predominantemente para atrair parceiras.		***Poligamia de múltiplos CLUTCHS:*** machos e fêmeas têm igual oportunidades e vantagens em múltiplos acasalamentos em seqüência.	??? Semelhante à monogamia

	Promiscuidade Hierárquica: Machos estabelecem hierarquias de dominância que afetam sua possibilidade de inseminar fêmeas.			

o mesmo que *poliginia de lek* na classificação ecológica

[a] adaptado de Wittemberger (1979).

[b] adaptado de Emlen & Orians (1977).

[c] adaptado de Anderson (1994).

TABELA 3 – Classificação dos sistemas de acasalamento segundo critérios de ordem espacial, temporal (adaptado de Wittemberger, 1979), ecológico (adaptado de Emlen & Orians, 1977) e genético (adaptado de Anderson, 1994).

<table>
<tr><th>Classificação geral</th><th>Classificação espacial</th><th>Classificação temporal</th><th>Classificação ecológica</th><th>Classificação genética</th></tr>
<tr><td rowspan="4">I- MONOGAMIA: Associação prolongada e acasalamentos essencialmente exclusivos entre um macho e uma fêmea por vez.</td><td>Monogamia Territorial: O par monogâmico compartilha um território comum.</td><td rowspan="4">Monogamia Serial: Indivíduos de ambos os sexos usualmente acasalam com novos parceiros a cada ano ou a cada estação reprodutiva.

Monogamia Permanente: Pares permanecem juntos por toda a vida, só havendo troca de parceiro se não houver sucesso reprodutivo.</td><td rowspan="4">Monogamia: Quando nenhum dos sexos tem oportunidade de monopolizar parceiros adicionais, seja diretamente ou através do controle de recursos. Pode ocorrer em seqüência .</td><td rowspan="4">Igual número de machos e fêmeas contribui com gametas para a formação dos zigotos</td></tr>
<tr><td>Monogamia de Defesa da fêmea: Cada macho defende o acesso a uma fêmea, em vez de defender um território.</td></tr>
<tr><td>Monogamia baseada em Dominância: Fêmeas mantêm associações monogâmicas em um grupo social dominando as fêmeas mais subordinadas.</td></tr>
</table>

II-POLIGINIA: Associação prolongada e acasalamentos essencialmente exclusivos entre um macho e duas ou mais fêmeas por vez.	***Poliginia Territorial:*** Diversas fêmeas se acasalam com ao menos alguns machos territoriais.	***Poliginia Sucessiva:*** Machos adquirem as parceiras em sucessão temporal	***Poliginia de defesa de recursos:*** Machos defendem recursos essenciais às fêmeas, quando estes estão irregularmente distribuídos ou agregados em algumas áreas.	Mais fêmeas do que machos contribuem com gametas para a formação dos zigotos
	Poliginia de Defesa da fêmea (de harém): Um único macho defende o acesso a um grupo de fêmeas.	***Poliginia Simultânea:*** Machos adquirem todas as suas parceiras ao mesmo tempo.	***Poliginia de Defesa da fêmea (de harém):***Fêmeas mantêm-se agregadas por razões não reprodutivas; ocorrência de assincronia reprodutiva entre fêmeas	

Capítulo 13

EMOÇÕES

Katsumasa Hoshino

hoshino@fc.unesp.br

Departamento de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências

Universidade Estadual Paulista, UNESP, Bauru, SP, Brasil

Um convite para analisar os problemas do estudo das emoções

O Professor Walter Hugo de Andrade Cunha foi, sem dúvida, o pioneiro brasileiro no ensino da Etologia, área que ele foi abandonando progressivamente nos seus últimos anos de atividade acadêmica, visto que esta nova disciplina da Biologia não era suficiente para responder as questões fundamentais que haviam mudado a direção de sua vida. Com seu sorriso meio constrangido, recordava que, em sua mocidade, estando deitado na cama, entediado por não ter o que fazer dentro de um quarto de hotel após o almoço de um domingo, notou que formigas andavam ordenadamente na trilha feita na parede ao lado da cama. Amassou uma delas para ver o que acontecia e ajudar a afastar o tédio. Um raio em sua cabeça não teria causado maior surpresa do que aquilo que viu e sua vida não foi mais a mesma. Uma após outra, após inspecionar a companheira amassada, as formigas entraram em um zigue-zague alvoroçado, contatando e induzindo o mesmo comportamento em outras, culminando em verdadeira manifestação coletiva de pânico (vide Cunha 2004, onde a Revista de Etologia fornece um relato histórico dessas iniciativas desse autor). Como? As formigas percebem a morte e fogem com medo à procura de lugares seguros? Era a década dos anos de 1950 e a característica de suas dúvidas o levou para o curso de Filosofia na antiga Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, tornando-se professor de Psicologia Comparativa posteriormente. Conheci-o quando estava em sua fase etológica, após suas incursões na Psicologia da Gestalt e nas proposições de Tolman para a análise dessas suas preocupações teóricas. Na época, a Etologia era entendida como o estudo dos comportamentos instintivos (inatos) em um contexto biológico (vide capítulo 1). Somente mais tarde ela foi proposta como o estudo biológico do comportamento animal.

Você, leitor interessado no comportamento animal, acredita que as formigas sentem medo? Aumentando a extensão da pergunta: além da espécie humana, as outras espécies animais têm emoções?

Faço essas perguntas porque a sua resposta é fundamental para ser um bom pesquisador nas áreas de estudo do comportamento. Tenho visto muitos jovens começarem a pesquisar emoções e comportamentos emocionais sem uma preocupação maior além de descrever e contar alguns padrões comportamentais sugestivos de serem similares às manifestações emocionais humanas. Muitos deles argumentaram que as

posições teóricas e conhecimentos a respeito de outros temas não eram de seu interesse. Essa posição é sem dúvida insustentável. Por exemplo, constatei uma pesquisa em que se avaliavam os efeitos tranqüilizantes das substâncias de certas plantas usando um comportamento que ocorre nas situações de medo intenso, que é o bater os dentes. Esse comportamento tomado como variável dependente no estudo se baseava na observação de que parcela de ratos, quando ameaçados, entram em estado de imobilidade e batem os dentes involuntariamente, à semelhança dos seres humanos quando sentem medo intenso. Quando informei que tais batimentos de dentes são manifestações epilépticas do tipo pequeno mal que acomete algumas linhagens de roedores (Lenneberg-Hoshino, 1999), constatei decepção e desistência. Vê-se, nesse caso, que a pesquisa era inadequada para os objetivos buscados, mas adequada se a intenção fosse avaliar a propriedade antiepiléptica dessas plantas. Extraímos desse exemplo que a posse de conhecimentos a respeito de diferentes aspectos dos comportamentos é um trunfo para ser um bom pesquisador na área. Constatei casos inversos também, ou seja, de pessoas que presenciaram fatos importantes em suas pesquisas, mas que por desconhecimento não perceberam do que se tratava. Por exemplo, diversos autores demonstraram que a privação da fase do sono em que ocorrem os sonhos, usando o método da plataforma (que é altamente estressante), provoca aumento de agressividade em ratos (Tufik, Lindsey & Carlini, 1978). Embora muitos pesquisadores tenham trabalhado com esse fenômeno, escapou-lhes que essa agressividade é tipicamente defensiva e trata-se de manifestação de pânico que acomete os animais mais ansiosos, segundo pesquisas de nosso laboratório (De Paula & Hoshino 2002).

O conhecimento dos diferentes referenciais teóricos também é importante para a pesquisa na área do comportamento (vide capítulo 2). Por exemplo, Antonio Turino Vaz de Moura, preocupado com a progressiva dispersão dos escorpiões amarelos *Tytius serrulatus* no sudoeste brasileiro,avaliou na UNESP, campus de Bauru, a possibilidade da temperatura ambiente ser uma barreira à sua expansão geográfica (Vaz de Moura 2001). Ele constatou que os animais dessa espécie se escondem no meio de cubos de gelo e morrem congelados após um torpor temporário quando o ambiente está bem iluminado, fato que não ocorre no escuro. Como interpretar esses resultados?

A Ciência não é um uma coleção de almanaques que acumulam dados, embora a atividade de muitos pesquisadores não ultrapasse esse estágio (vide capítulo 1). A Ciência procura, em sua última instância, formular leis gerais e, agrupando-as, formar uma teoria unificadora coerente. Para isso, é necessário que os dados sejam analisados e

interpretados para classificação, determinação de relações, avaliação dos mecanismos etc. dentro de um contexto de conhecimentos já existentes. Em casos de discrepância explicativa, a validade da teoria geral precisa ser questionada e reformulada com o acúmulo de mais dados indicativos de sua inadequação. Tentando fazer isso com o comportamento do escorpião, podemos pensar que a luz direta induziria medo, uma vez que na vida natural desses animais esse tipo de iluminação só ocorre quando o animal está em campo aberto e sob o sol; portanto, com alta probabilidade de ser detectado e predado. No escuro, eles têm pouca possibilidade de serem detectados (exceto pelos predadores que detectam o ultravioleta) e podem realizar a termorregulação comportamental evitando áreas excessivamente frias. Essa hipótese nos faz retornar às preocupações do Prof. Walter Cunha: os animais têm emoções? Será que as formigas percebem o perigo da morte e entram em fuga desordenada pelo terror de morrerem? Será que os escorpiões sentem tanto medo que os levam a se esconder em locais não adequados?

Admitir que formigas, escorpiões e outros animais percebem a situação, sentem medo e emitem comportamentos de defesa implica na admissão de que o animal tem a capacidade de experiência consciente, isto é, que o animal exerce uma atividade mental equivalente à humana e organiza os comportamentos que lhes aumentam a probabilidade de sobrevivência. Essa idéia choca frontalmente com a crença que nos é inculcada desde a infância de que "o homem é racional e os animais irracionais". Foi o caso do Prof. Walter Cunha com as formigas. O raciocínio não é só humano? Ou os animais pensam e a maioria das pessoas vive a vida acreditando em coisas que não são verdadeiras? O filósofo francês René Descartes, por volta de 1630, já havia levado essas dúvidas ao extremo, chegando à única conclusão que lhe parecera verdadeira: "penso, logo existo". Esse pensador se preocupou também com a questão da atividade racional nos animais e foi, talvez, o maior contribuinte para a concepção de que os animais eram irracionais e que os comportamentos por eles emitidos eram decorrentes da atividade de uma maquinaria mecânica complexa acionada reflexamente por diferentes estímulos. Tal concepção geral, que muitas pessoas gostam de denominar de contexto (ou referencial) teórico ou teoria, leva a interpretar os dados dos comportamentos das formigas e escorpiões como sendo decorrentes de fugas automáticas, reflexas e inconscientes, similares ao fechamento ou abertura de nossas pupilas de acordo com a intensidade da luz.

O referencial teórico adotado pelos pesquisadores é que vai determinar o tipo de interpretação dos dados e conclusões que são fundamentais para a construção do conhecimento científico. De fato, admitir que os animais não têm consciência perceptual questiona a visão evolucionista da espécie humana e de suas capacidades, o que favorece a consolidação da visão emergentista de que houve o surgimento único, repentino e especial das propriedades mentais na espécie *Homo sapiens*, ou a da visão criacionista que defende que somos realmente descendentes de Adão e Eva. Estudos feitos com chimpanzés ensinados a se comunicarem pela linguagem dos gestos dos deficientes auditivos mostram que eles são capazes de ter dúvidas e que formam conceitos. Os estudos de Kohler, um dos fundadores da psicologia da Gestalt, mostram que esses animais conseguem mentalmente resolver problemas. César Ades, um dos discípulos mais proeminentes do Prof. Walter Cunha, demonstrou que as aranhas têm memória e que com os dados memorizados e os estímulos presentes elas constroem um mapa cognitivo da situação. Da mesma maneira, o Prof. Walter Cunha havia demonstrado que as formigas não seguem automaticamente a trilha de odor das outras formigas. Ele colocou três velas acesas ao lado direito de uma trilha de formigas e esperou algumas horas para ter certeza que a maioria das formigas tivesse passado pelo local. Mudou, em seguida, a vela para o lado esquerdo da trilha. As saúvas se desorientaram andando em diferentes direções até que, ao final de duas horas aproximadamente, uma nova trilha foi refeita mantendo as velas do lado direito da trilha. Todos esses e outros exemplos mostram que deixando o preconceito de que apenas o homem é racional pode-se constatar que muitos animais têm atividades racionais.

E, você leitor, vai passar a vida fazendo pesquisas baseado em suposições que podem não ser válidas? Convido-o a analisar alguns aspectos teóricos envolvidos no estudo das emoções, pois este tema não tem, ainda, um referencial teórico único aceito por todos. A tarefa parece enfadonha, mas a empreitada pode ser provocativa se começarmos a pensar que a questão do homem racional e animal irracional pode ter provindo da questão religiosa de se os animais entram ou não no céu após a morte. Se os animais entram no céu, os pecadores também podem entrar, pois eles, assim como os animais, dão vazão aos seus instintos e desejos que são pecados.

Mesmo que você não tenha interesse pelas emoções, é preciso também ter em mente que um conhecimento mais amplo do tema é importante para a vida cotidiana. Primeiro, a persistência de algumas emoções **pode** levar a doenças psicossomáticas, tais

como as úlceras gástricas, hipertensão, diabetes, asma etc. Segundo, muitas afirmações a respeito das emoções podem ser usadas para fins sociais ou políticos. Recentemente, em um destes primeiros anos do século XXI, lançou-se uma hipótese aparentemente inocente para explicar o sucesso freqüente dos filmes de terror, catástrofes e hiper-violência. Afirma a hipótese que o medo é a emoção prevalente na espécie humana e, como vivemos atualmente em cidades seguras com baixos índices de perigo, preenchemos a falta de estimulação dessa natureza ficticiamente nos cinemas para manter em prontidão os nossos mecanismos de defesa. Imagine-se, entretanto, um possível uso de tal hipótese. Pode-se defender interesses econômicos não declaráveis matando-se milhares de pessoas com a justificativa de que defender-se é a reação mais natural, visto o medo ser a emoção mais preponderante da natureza humana. A parte dessa manipulação que cabe à pessoas comuns é o pagamento com sua vida em guerras ou o gasto de seu dinheiro para uma corrida armamentista que atende somente o interesse de uns poucos indivíduos.

As tentativas de saber o que são emoções

A humanidade sempre buscou conhecer e explicar tudo que podia perceber e conceber. As emoções não são exceções. As emoções foram concebidas inicialmente em termos de raciocínio mágico ou místico-religioso à semelhança dos estágios de desenvolvimento mental da criança. Diversos contos dos indígenas brasileiros admitem as emoções como características determinantes dos grandes eventos dos antepassados ou nas lendas de sua origem. Os deuses do Olimpo agiam também segundo suas emoções. A inveja e o ciúme parecem ter criado os habitantes dos infernos e a vergonha surgiu espontaneamente em Adão e Eva com a descoberta de que estavam nus. As tentativas de explicação das coisas sem admitir a existência de divindades, correspondentes aos estágios pré-formais, levaram à formulação de algumas explicações filosófico-especulativas. De particular relevância são as suposições de que as emoções são manifestações de uma das três partes ou categorias de propriedades da mente, juntamente com a razão (responsável pelo pensamento racional) e a volição (responsável pela vontade e o livre-arbítrio). A propriedade das emoções de inibir ou sobrepujar os comportamentos ditos civilizados levou muitos a acreditar que as emoções humanas são heranças irracionais da parte animal dos seres humanos que, supostamente por força de algo superior, foram os únicos privilegiados com a razão e o

livre-arbítrio. O estágio de raciocínio lógico-formal da humanidade se iniciou com a consolidação da Ciência. Embora Charles Darwin tenha abordado as emoções como manifestações biológicas naturais na segunda metade do século XIX, o estudo das emoções ficou a cargo da Psicologia que se estabeleceu como o ramo dedicado ao estudo científico da psique (mente) humana. A Psicologia separou-se oficialmente da Filosofia com a instalação dos laboratórios de Wundt, em Leipzig (Alemanha), também na segunda metade do século dezenove. Tendo em vista a concepção arraigada de que as emoções eram uma das partes da mente, a abordagem biológica iniciada por Darwin foi relegada a um segundo plano. No entanto, o aumento esperado na compreensão das emoções com o advento de sua abordagem do ponto de vista científico não ocorreu. Constatou-se em menos de 100 anos que nenhum dos temas da Psicologia tinha produzido tanta controvérsia inútil como o das emoções (Woodworth & Schlosberg 1958).

Diversas causas contribuíram para o enorme volume de discussões a respeito das emoções. A primeira delas foi, sem dúvida, a falta de uma definição adequada do que é emoção. A definição de emoção por exclusão ("não é atividade mental racional" e "não é livre-arbítrio") não permite saber o que ela é exatamente e não se presta para o seu estudo mais profundo. A definição, por princípio, deve ser a proposição (frase) que caracteriza o elemento definido pelo que lhe é particular e essencial (isto é, por algo importante que é somente dele). O que de comum, importante e exclusivo existe nas emoções? Os dicionários não nos ajudam muito, pois caracterizam tautologicamente as emoções (isto é, definem as emoções como sentimentos e afetos e esses são definidos como emoções), refletindo a confusão discutida pelos psicólogos. A falta de limites impostos por uma definição gerou uma confusão de terminologia. Alguns psicólogos defenderam que os sentimentos seriam as emoções mais leves, ou seja, aquelas que podem ser controladas, tal como saudade, descontentamento etc., enquanto as emoções seriam os sentimentos "fortes", como a raiva, o medo etc. Outros autores definiram que os sentimentos são as percepções das emoções. Afeto e emoção também são aceitos freqüentemente como sinônimos; entretanto, o termo afeto também é usado por outros pesquisadores como sendo o caráter agradável ou desagradável das informações percebidas. Alguns autores denominam o afeto *tonus* emocional. Entretanto, muitas outras coisas, tais como olhar as nuvens e o sabor doce, têm conotação afetiva agradável e não são emoções. Isso indica que afeto e emoção não são propriamente sinônimos.

As emoções têm a mesma capacidade de evocar comportamentos específicos como as motivações. Por exemplo, a sede ou a fome leva os animais a se locomover à procura de água ou comida, cuja falta excessiva seria perigosa. De modo similar, o medo leva os animais a se locomoverem para se afastarem de um local potencialmente perigoso. É interessante notar que as palavras *emotion* e *motivation* têm o núcleo *mot*, que significa movimento. A dor é tida como uma sensação. Ela também tem a capacidade de fazer os animais se moverem. Baseados na propriedade eliciadora de comportamentos, alguns autores propuseram que o conceito de emoções é desnecessário e fonte de confusão, devendo, portanto, ser eliminado da Ciência (ver Delgado 1971).

As tentativas iniciais da Psicologia foram direcionadas no sentido de determinar a natureza dos eventos mentais, incluindo as emoções, ou seja, propondo abordar os fenômenos vivenciados subjetivamente para determinar suas leis e sua constituição, seguindo, em linhas gerais, o paradigma (modelo) da Física, que já estava bastante adiantada na época. Assim como a observação e análise de diferentes coisas se movendo levou à formulação das leis da mecânica e permitiu a identificação dos elementos fundamentais dessas leis, que são o espaço, a matéria e o tempo, esperou-se que o mesmo procedimento fosse adequado para a Psicologia. O acesso à experiência subjetiva das pessoas só é possível através do relato verbal e a Psicologia usou-o, denominando de método introspectivo. Perguntavam, por exemplo, o que os sujeitos percebiam quando estavam em situações desagradáveis e em situações agradáveis. Uma parte das pessoas respondia que percebem uma sensação surda e pesada no estômago no primeiro caso, e uma sensação aguda na região do colo (parte superior do tronco) no segundo. Outras não relatavam isso. Verificou-se rapidamente que o método era inadequado e não permitia ir além de uma descrição muito superficial e individual dos fenômenos conscientizados. A Psicologia chegou a um impasse no início do século XX e a crise foi superada por diferentes proposições, originando as diferentes correntes dentro da Psicologia (Psicologia da Gestalt, Behaviorismo etc). Watson, em 1912, propôs que o objetivo da Psicologia deve ser o comportamento, visto que ele é observável e mensurável. Embora sua ênfase estivesse no comportamento, as experiências subjetivas, como as emoções, foram foco de seu interesse na medida em que elas determinam comportamentos. Ele admitiu, verificando as reações de bebês recém-nascidos submetidos a diferentes estimulações, que o prazer, a raiva e o medo eram inatos (não dependentes da aprendizagem) (vide capítulo 1), sendo considerados emoções primárias e as demais secundárias por dependerem de aprendizagem. A

proposição do behaviorismo enfatizou que processos como emoções, diferentemente de outros fenômenos naturais como as moléculas, o coração etc., podem ser conhecidos de dois modos diferentes: o primeiro, como experiências perceptuais pessoais e, o segundo, como fenômeno responsável por uma classe de manifestações comportamentais observáveis em outros indivíduos. Esta segunda abordagem permitiu o estabelecimento de um volume imenso de conhecimentos e tal sucesso diminuiu aos poucos o interesse a respeito dos aspectos subjetivos das emoções.

Os estudos dos comportamentos emocionais levam a conhecer as emoções?

Algumas pessoas criticam a abordagem comportamental das emoções dizendo que ela é inadequada para a sua compreensão completa. Diversos tipos de argumentos são usados para a defesa dessa premissa. Uma delas é que as experiências emocionais, tal como os outros processos mentais, não podem ser reduzidas a substâncias químicas ou aos eventos bioelétricos que ocorrem nos nervos, músculos e glândulas (crítica reducionista). O fundamento para essa crítica é que "o todo é maior que a soma das partes", base essa enunciada pelos psicólogos da Gestalt para os fenômenos perceptuais e mais generalizadamente pelos atuais "holistas". O raciocínio clássico é: "o quadrado não é a mera soma de quatro retas, pois nestas não tem ângulos". Assim, não adianta vasculhar o cérebro, circuitos, neurônios e seus componentes químicos porque não se chega a fenômenos mentais como as emoções. Admitir o surgimento de qualquer coisa a partir do nada contraria a lei fundamental da química de que na natureza nada se cria, tudo se transforma (Lei de Lavoisier). A conclusão correta é que esses teóricos se esquecem que definimos as coisas pelas características mais marcantes dos elementos e não precisamos ressaltar todas as suas propriedades. A reta é, pois, definida como sendo a linha mais curta de união entre dois pontos e não supõe todas as propriedades das retas, incluindo a possibilidade de formarem ângulos quando duas delas são sobrepostas no mesmo plano. O tipo de organização é fundamental para ressaltar as propriedades dos elementos. Este fato era conhecido pelas pessoas que trabalhavam com circuitos elétricos. As tomadas elétricas apenas fecham ou abrem circuitos elétricos, permitindo ou interrompendo a passagem de corrente elétrica que pode acender ou apagar uma lâmpada. Todos já devem ter visto casas onde uma lâmpada pode ser acesa do terraço e apagada de dentro da casa, e vice-versa. Funções mais complexas podem ser obtidas a partir de circuitos complexos com elementos também mais complexos, como nas redes

neurais construídas com modelos artificiais de neurônios (vide capítulo 4). A possibilidade de se criar inteligência artificial com o uso de computadores indica que o todo da atividade racional humana provém da organização de elementos.

Um outro argumento para a negação da abordagem comportamental das emoções é a afirmação de que elas são manifestações de outra dimensão (ou natureza) além da energia, espaço e tempo. Consideram que os eventos psicológicos são de uma quarta dimensão, a espiritual. Assim, os métodos científicos que se baseiam no observável dos aspectos físicos, químicos e biológicos (vide capítulo 1) são inadequados para a apreensão e estudo de propriedades espirituais. As pessoas que defendem essa posição são denominadas de dualistas, ou seja, aquelas que admitem *a priori* a oposição idealizada por Platão de que existe uma dualidade entre mente e corpo (psique e soma), a qual a religião soube, posteriormente, propagar de modo profundo na civilização ocidental. A posição dualista não deixa de ter as características dos defensores da exclusividade racional à espécie humana. Os pensadores que admitem os processos mentais como decorrentes da atividade físico-química do sistema nervoso, que é parte do corpo, são denominados monistas. A história da ciência mostra que as hipóteses dualistas, tal como a de uma força vital especial que abandonava o corpo na morte, foram sendo abandonadas à medida que se descobriram as explicações corretas dos fenômenos. Existem várias outras evidências a favor da posição monista. Sua discussão exaustiva não cabe aqui, mas alguns exemplos ilustram essa posição. A estimulação elétrica de certas áreas cerebrais, possível de ser feita apenas com anestesia local em pacientes humanos necessitados de remover tumores ou focos epilépticos no sistema nervoso central, induz uma experiência de prazer intenso. Parece ser correto, pela obediência ao princípio da parcimônia[39], admitir que a experiência de prazer foi gerada pela ativação dos neurônios de um circuito selecionado pelos processos evolutivos, pois a possibilidade alternativa teria de admitir que a corrente elétrica (ou o cérebro) é uma ponte de conexão entre a dimensão física e a dimensão espiritual. O avanço que se verificou na Biologia Molecular mostrou a possibilidade de se conseguir produzir animais de laboratório muito ansiosos ou pouco ansiosos por meio da manipulação de partes das moléculas de DNA (Tschenett et al., 2003). Essa possibilidade, aliada a tantas outras, como a fabricação de psicofármacos com moléculas acopláveis a certos sítios de

[39]Princípio segundo o qual deve-se testar primeiro as idéias mais simples.

ligação dos neurotransmissores, mostram que não é mais possível sustentar a idéia de que os eventos psicológicos não são do plano físico.

Algumas pessoas negam a validade da abordagem monista substituindo a dimensão espiritual da posição dualista pela dimensão sócio-cultural (que é mais palpável). É grande o número de pessoas que defende essa idéia. Uma parcela desses defensores que eu conheci, na realidade, não tem argumentos lógicos para defender essa posição. Elas incorporaram essa idéia por se graduarem nas áreas humanísticas e/ou em instituições universitárias que costumam dividir as ciências em humanas, biológicas e exatas, sem que as interrelações entre elas fossem focalizadas. Digno de nota é que uma fração pequena dessas pessoas hipervaloriza os aspectos sócio-culturais porque tem pouco conhecimento de Biologia ou perdem o controle ou desmaiam quando vêem sangue ou peças anatômicas. Outra parcela tem essa posição baseada na velha dicotomia racional x irracional (os racionais criam culturas complexas e os irracionais só agem por instinto).

Seriam os fenômenos sócio-culturais independentes dos biológicos? Ter naturezas diferentes implica que os elementos constituintes de uma não têm relação com os de outra natureza. A divisão biológico e sócio-cultural não atende a este quesito lógico, uma vez que se baseiam no indivíduo. As sociedades são compostas por conjuntos de indivíduos que interagem entre si (o indivíduo é um ser social) e os fenômenos culturais envolvem a psique dos indivíduos (o indivíduo é um ser psicológico). Os indivíduos têm um corpo material (portanto, ele é um ser biológico). O indivíduo é três coisas ao mesmo tempo? Ou ele é um só, com três partes com naturezas distintas? Essa controvérsia decorreu, em grande parte, do desejo precoce de dar *status* científicos equivalentes ao da Física e da Química à Sociologia e à Psicologia. A caracterização de uma natureza específica ao objeto de estudo confere autonomia e reconhecimento como uma área particular de conhecimento, uma vez que métodos específicos e construções teóricas diferentes explicariam segmentos de fenômenos inacessíveis pelas outras áreas da Ciência. Essa estratégia parece não ter sido adequada. A Biologia é, por definição, a área do conhecimento científico que tem por objetivo estudar os fenômenos relacionados aos seres vivos sem exceção. Portanto, a Psicologia e a Sociologia, por estudarem os fatos relativos aos grupamentos de indivíduos ou a suas produções, pertencem também ao conjunto de conhecimentos da Biologia, da mesma maneira que a Anatomia, Fisiologia e demais disciplinas biológicas (ver capítulo 1). A Biologia tem um outro aspecto importante que é a de procurar as explicações dos fenômenos dos

seres vivos em termos físico-químicos. Isso não desmerece tampouco implica em reducionismo na Biologia; ao contrário, indica que existe uma continuidade no universo e que é possível elaborar enfoques em cada nível de organização da matéria, sem contradições com as leis e teorias de outros níveis. Essa continuidade que se observa ao nível do indivíduo permite o enfoque do mesmo indivíduo enquanto membro de grupos (social), por suas atividades no grupo (cultural), por um de seus mecanismos de interação com o ambiente (psicológico) ou pelo seu aspecto corporal (anatomia e fisiologia). Essa visão mostra que a constatação de que o homem é um ser "bio-psico-social" que muitos autores descrevem como sendo uma grande descoberta ou conclusão é, na realidade, dizer o óbvio e corrobora que a divisão como "coisas diferentes" foi arbitrária (ver capítulo 1).

Essa continuidade permite encerrar a questão da dualidade entre o biológico e sócio-cultural, pois a ênfase particular dada a um dos aspectos do indivíduo não quer dizer que existe diferença na natureza dos fenômenos. Essa conclusão é pertinente, pois coaduna com o conhecimento de que muitas emoções têm papel social e que existem manifestações culturais para o controle emocional. A experiência do medo quando há perigo predatório leva algumas espécies de macacos a se agruparem de maneira especial, mantendo as fêmeas e filhotes no centro do grupo enquanto na periferia ficam os machos para a defesa (vide capítulos 5, 6 e 10). Os ritos de muitas práticas religiosas são exemplos de manifestações culturais para atenuar o medo da morte. Por outro lado, a existência da continuidade na natureza impõe que o conhecimento pleno e cabal de um fenômeno necessite o domínio dos conhecimentos nos diferentes níveis de organização, não se podendo abordá-los independentemente. Isso quer dizer que os processos de neuroquímica cerebral não devem ser contraditórios com os princípios de comportamento, assim como estes últimos não devem ser com os eventos sociais. Em outras palavras, as emoções não são uma coisa para a Fisiologia, outra para a Psicologia e uma terceira coisa para a Sociologia. Uma caricatura para entender a inadequação dessa posição é imaginar que em uma partida de futebol entre o Corinthians e o Flamengo cada time definisse regras diferentes entre si.

A existência de pessoas que acreditam nas emoções como processos holísticos irredutíveis à atividade do sistema nervoso é contrabalançada por aquelas que relegam os processos cognitivos para um segundo plano devido à impossibilidade de abordá-los objetivamente ou pela crença de que as leis de comportamento podem ser formuladas sem a necessidade de admitir os eventos subjetivos. O neobehaviorismo, iniciado por

Skinner na década de 1930 (vide capítulo 1), é a corrente teórica mais radical nesse aspecto. Ao final de suas atividades científicas, porém, ele foi levado a considerar a existência de processos subjetivos. Para salvaguardar o corpo de seu sistema teórico, conceituou-os como comportamentos de acesso apenas individual (Skinner, entretanto, havia inicialmente definido que o comportamento era "aquilo que um outro organismo vê que um animal está fazendo").

Considerar que os processos subjetivos podem ser excluídos ou relegados a um segundo plano no estudo do comportamento não parece acertado. Primeiro, as emoções e outros processos que aportam à percepção consciente atendem ao quesito reprodutibilidade. Esse quesito estabelece que só é possível estudar um fenômeno e formular as suas leis se ele ocorrer diversas vezes. Existe uma posição herdada da corrente filosófica segundo a qual "o mundo existe enquanto eu existo", que pode ser particularizada para "a emoção só existe enquanto eu me emociono". Tal dedução leva a considerar que a reprodutibilidade dos eventos cognitivos não existe. Gosto de provocar os meus alunos que citam esses argumentos dizendo que já vi muitas pessoas que acreditam nisso morrerem e mesmo assim o mundo continuou existindo. É preciso reconhecer que uma emoção como a raiva pode ser experienciada diversas vezes por uma mesma pessoa; portanto, é reprodutível (reprodutibilidade intra-individual). Por outro lado, o fato de existir em todos os povos a palavra medo e o entendimento de seu significado indica que ele também ocorre nas outras pessoas (reprodutibilidade inter-individual). A existência de livros de romance, filmes, peças de teatro etc. com grande conteúdo emocional e sucessos internacionais mostra que as experiências subjetivas obedecem a regularidades. As regularidades permitem a formulação de leis. Vê-se, portanto, que o a dificuldade em estudar os aspectos subjetivos das emoções está baseada na falta de um método objetivo para a sua abordagem. Isso não deve ser um entrave, pois a Química evoluiu baseada na suposição da existência de átomos, mesmo que ninguém os tivesse visto ou documentado diretamente a sua existência. A concepção de átomo foi progressivamente reformulada e refinada a cada descoberta das propriedades dos elementos químicos, até que se tornou a entidade explicativa central da química. Sua existência foi demonstrada somente muito mais tarde com o desenvolvimento de métodos especiais.

Uma pausa para um resumo

Você, leitor, que se aventurou a analisar o problema das emoções, conseguiu chegar comigo à visão de que: a) existe uma controvérsia grande, incluindo coisas básicas como de terminologia, definições e conceitos? b) que, apesar das controvérsias, se reconhece que as emoções são experiências subjetivas (cognitivas ou da consciência perceptual) que levam às alterações viscerais e à emissão de atos motores que categorizamos como comportamentos emocionais? c) que essas controvérsias são decorrentes das diferenças nas suposições ou premissas de caráter mais geral, tais como a do monismo-dualismo, das inter-relações entre os diferentes ramos da Ciência? d) que as emoções são fenômenos naturais, portanto, processos com continuidade lógica, independentemente da fragmentação artificial que fazemos em Psicologia, Fisiologia ou Sociologia para dar ênfase a um de seus aspectos?

Algumas tentativas de se definir emoções

Você já deve ter visto em desenhos ou ouvido as pessoas descreverem que quando estão com medo sentem um "frio na barriga", as pernas ficam moles e tremendo, que os cabelos "ficam em pé" e que o coração "dispara". William James e Carl Lange definiram as emoções exatamente da mesma forma que o leigo relata e essa definição é aceita ainda hoje por eminentes pesquisadores, com pequenas alterações: *as emoções são as percepções das alterações que ocorrem no organismo de um indivíduo em situações específicas* (Kandel et al., 1997). Essa definição foi muito questionada uma vez que o nosso conhecimento indica que são os estímulos que desencadeiam as respostas. Como pode com as emoções ser ao contrário? É inconcebível aceitar que foi a abertura da boca e a exposição dos caninos que induziu a raiva em um sagui *Callithrix jacchus* do laboratório de Psicobiologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, o qual empurrou um outro, agressivamente, para ter melhor acesso ao alimento. Alguns experimentos injetando drogas como a adrenalina para provocar as modificações corporais similares à do medo não induziram essa emoção. Apesar disso, mostrou-se mais recentemente que em indivíduos com medo, a injeção de adrenalina pode aumentar a intensidade da emoção experimentada. Uma variante dessa concepção, usando os conhecimentos derivados da fisiologia da visão, foi proposta por Schachter e estabelece que as emoções são construções (percepções finais) que o córtex cerebral faz a partir dos sinais freqüentemente ambíguos que recebe da periferia, de modo análogo ao que faz a visão (esse sistema transduz e decompõe as informações luminosas vindas do

exterior, processando cada característica em módulos neurais diferentes para, ao final, fazer uma síntese que atribui significado). O processamento das informações viscerais, dos estímulos ambientais da situação, dos dados de memória e outros poderiam levar analogamente à síntese final percebida como uma modalidade de emoção. A proposição variante, conhecida como de James-Lange-Schachter–Damasio, define a emoção como uma história (síntese perceptual) que o cérebro inventa para explicar as reações corporais.

A evolução das pesquisas a respeito da Fisiologia do sistema nervoso, promovida por Cannon, Bard, Hess e muitos outros neurofisiologistas, levou à descoberta de que a estimulação de áreas bem limitadas no tálamo e hipotálamo induz comportamentos emocionais específicos e completos em cães e gatos. Esses dados levaram Cannon e Bard a propor que as emoções seriam decorrentes da percepção elaborada corticalmente pela ativação provinda do tálamo e hipotálamo, estruturas onde os circuitos emocionais importantes para a emissão dos componentes motores e viscerais das emoções se localizariam.

A tentativa de definição das emoções conciliando as teorias de James-Lange e Cannon-Bard, conhecida como teoria cognitivo-fisiológica, propôs que os ajustes viscerais informam o cérebro e, dependendo do contexto e da experiência passada, essas informações são interpretadas como emoções. Papez, em 1937, ampliou a proposição de Cannon-Bard propondo que o fluxo de informações emocionais ocorre com envolvimento do córtex sensorial, tálamo, giro do cíngulo, hipocampo e hipotálamo, formando um verdadeiro circuito (Circuito de Papez). Nesse circuito, as mensagens sensoriais são distribuídas, em paralelo, para o córtex cerebral, resultando na experiência subjetiva da emoção; e para o hipotálamo, na ativação somato-visceral. McLean nas décadas seguintes adicionou a amígdala (estrutura localizada no lobo temporal), o septo e o córtex pré-frontal ao circuito de Papez, permitindo considerar a existência de um sistema neural específico (o sistema límbico) para a elaboração da atividade emocional. A substância cinzenta periaqueductal [grupamento de neurônios ao redor do aqueduto (canal) que liga o terceiro ao quarto ventrículo encefálico] se conecta reciprocamente a estruturas do sistema límbico e sua estimulação induz fuga ou luta defensiva. Sua localização no tronco cerebral indica ser filogeneticamente mais antiga. O estágio atual dessas pesquisas procura determinar os circuitos específicos para cada modalidade emocional. Uma visão abrangente das teorias das emoções pode ser obtida em Brandão (2004), Kandel et al. (1997) e Zigmond et al. (1999).

Lindsley propôs, por sua vez, na década de 1950, que as emoções seriam as percepções produzidas pelo nível de ativação cortical (Malmo, 1962). A definição foi proposta na descoberta de Moruzzi e Magoun, em 1949, de que o nível de atividade dos neurônios da formação reticular (uma estrutura do tronco cerebral) está envolvido na manutenção dos níveis de sono e vigília. A formação reticular, junto com os núcleos[40] talâmicos de projeção difusa para o córtex, formam o sistema reticular ascendente de ativação (ARAS). A estimulação elétrica de estruturas desse sistema com intensidades progressivamente mais altas havia mostrado que os animais passam de um estado de alerta para um estado de ansiedade, depois para o de medo e, por fim, pânico ou terror, dando os fundamentos para a teoria proposta por Lindsley (1951). A ativação do ARAS ativaria também o hipotálamo para desencadear as reações comportamentais e viscerais.

Avaliando as definições e tentativa de uma outra definição

Os textos que tratam das emoções enfatizam, em sua maioria, que nenhuma das definições propostas até hoje é plenamente satisfatória. Apesar disso, analisando-se as definições acima apresentadas, verifica-se que são citadas com maior freqüência devido à relevância de alguns pontos que enfocam. A análise e reunião desses aspectos sugerem a possibilidade de, ao menos, apontar a direção de uma definição ou conceito mais pertinente de emoções.

Um fato é claro. Entre todas as definições parece haver concordância de que as emoções são eventos da consciência perceptual (cognitivos). Um problema surge quando se quer acrescentar o que de especial desses eventos perceptuais caracteriza e permite reconhecer que são emoções. As motivações (sede, fome etc.) também são eventos perceptuais... como diferencia-los das emoções? Acrescentar que são aqueles acompanhados de alterações motoras ou viscerais particulares não auxilia muito. Basta ver que eventos perceptuais também ocorrem acompanhados de modificações motoras e viscerais quando se está praticando algum esporte ou trabalhando em um serviço pesado.

As definições das emoções que se baseiam na percepção consciente das modificações corporais são mais sólidas do que parecem à primeira vista. As emoções não ocorrem a partir do nada. Por exemplo, quando os mecanismos centrais de análise

[40] são os locais do sistema nervoso central onde os corpos celulares dos neurônios se agrupa

dos estímulos de uma situação a percebem como perigosa, as modificações motoras e viscerais são ativadas permitindo que o organismo se mantenha em prontidão ou execute imediatamente as respostas motoras adequadas à situação. É possível afirmar que os animais em perigo necessitam monitorar o que está ocorrendo a cada instante até que o perigo termine ou eles saiam dessa situação. A coleta de informações para esse monitoramento detecta também o que está ocorrendo no próprio organismo quando a atenção não está focalizada a aspectos mais prementes da situação. Algumas alterações, como no batimento cardíaco, na respiração, no relaxamento de alguns e contração de outros músculos lisos, são muito proeminentes e provavelmente consistem nas próprias emoções. A percepção dessas informações mescladas e processadas conjuntamente com as informações ambientais e as provenientes do sistema límbico (envolvido na organização das emoções) parecem promover um tipo particular de experiência cognitiva que podemos denominar de "história" ou "construções que o cérebro inventa", as quais chamamos de emoções. O fato de elementos da resposta serem mesclados à percepção consciente encontra similaridade em muitas respostas do organismo, incluindo os atos reflexos simples. Quando pegamos a tampa de uma panela que está bastante quente, imediatamente a largamos e flexionamos o braço para retirar as mãos de perto do perigo. Esse reflexo de defesa é denominado de retirada (alguns chamam de reflexo de flexão) e ocorre antes que haja a conscientização de que a tampa estava quente demais. A percepção consciente do que ocorreu envolve o cômputo da resposta emitida.

Algumas definições reconhecem que as emoções são evocadas pela percepção prévia de um estímulo ou constelação de estímulos de uma situação. Essa condição pode ser considerada necessária para a evocação de todas as emoções, pois a ocorrência de uma emoção sem causa justificada seria de pouco valor adaptativo e considerada loucura em casos humanos. Esses estímulos evocadores podem ser inatos ou aprendidos. Ou seja, os animais precisam detectar estímulos-sinais (termo dos etólogos para designar os estímulos específicos que disparam comportamentos inatos importantes para a sobrevivência da espécie – vide capítulo 1) ou terem tido experiência prévia de que certos estímulos estão associados a outros que são agradáveis ou desagradáveis. Como se sabe, as serpentes são estímulos-sinais que induzem medo inato em chimpanzés (vide capítulo 7) e esse medo pode ser abolido com cirurgias de ablação dos lobos temporais do cérebro (descobriu-se mais tarde que esse efeito se deve aos núcleos amigdalóides, uma das estruturas do sistema límbico). É preciso reconhecer que a

demonstração de um comportamento como inato, embora necessário em muitos estudos, é uma tarefa difícil. Os casos de zoofobia humana podem ilustrar esta dificuldade. Todos reconhecem que existem pessoas que têm pavor de baratas, outras de ratos, outras de outros animais (incluindo serpentes). Eu tenho defendido a idéia de que a zoofobia humana é um caso de "estampagem", um tipo especial de aprendizagem onde o animal fixa para o resto da vida o primeiro estímulo com que teve contato (vide capítulo 1). É possível que este processo de "estampagem" tenha a participação das manifestações de pavor demonstradas pelos familiares (por exemplo, a mãe que faz uma gritaria porque viu uma barata). A possibilidade de que o filhote de chimpanzé passe por processo similar questiona se o medo às serpentes é realmente inato, porém experimentos com reações de defesa em outros animais indicam que existem estímulos inatos que evocam comportamentos de defesa. Tinbergen, um dos fundadores da Etologia (vide capítulo 1), demonstrou que os pintinhos se agacham e ficam imóveis quando detectam uma silhueta de gavião movendo-se no ar. Essa mesma figura movendo-se em sentido oposto se transforma na silhueta de um ganso e não evoca os comportamentos de defesa.

Muitas vezes uma criança que está aprendendo o significado das coisas (estímulos específicos ou situações) consegue apreender a grande importância de uma situação devido à mudança de comportamento dos adultos, mas a percepção dessa situação lhe fica vaga por ser incompreensível ou por falta de explicações. A percepção vaga da situação de separação dos pais, junto com a surpresa de ver, pela primeira vez, a mãe chorando, pode ser uma aprendizagem que fará as crianças reagirem com alta ansiedade ao longo da vida a todas as situações vagas, sem que compreendam o porque dessa reação. Em outros casos, um estímulo específico da situação que seja vago para a criança pode ser associado, por exemplo, ao medo. Conto uma passagem de minha vida para ilustrar esta afirmação. Filho de japoneses, nasci em uma fazenda, em uma colônia só de japoneses. Tinha quatro anos no auge da II Guerra Mundial e os membros da colônia eram mantidos sob vigilância policial. O primeiro contato com uma pessoa fardada foi quando um militante disfarçado com roupas de policial invadiu a nossa casa, roubou tudo que era de valor, alegando ser confisco de guerra. A segunda vez foi quando meu avô morreu logo depois e a colônia se reuniu para o velório. Um policial foi destacado para evitar confabulações políticas. Em ambos os casos, não compreendi o que estava acontecendo, mas o comportamento receoso dos adultos me fez associar gente fardada ao perigo. Até os meus 12 anos tinha um pavor incontrolável de gente

fardada (que depois voltou mais tarde por ter sido preso pelo golpe militar de 64). Ao contrário do que negam muitos autores, esses dados indicam que experiências infantis de conteúdo emocional podem alterar os caminhos da vida de uma pessoa, tal como já apontavam Freud e seus seguidores.

O desencadeamento da experiência emocional subseqüentemente à percepção do significado do estímulo é, sem dúvida, fundamental porque induz a reorientação da atenção, mantem-na alta e focada para a evocação de dados da memória, seleção das informações da situação, avaliações de possibilidades ou riscos e programação das respostas comportamentais. A maior duração dos eventos emocionais em relação ao tempo consumido no reconhecimento dos estímulos é, sem dúvida, importante para que esses processos sejam mantidos enquanto os estímulos significantes estiverem presentes ou tiverem a possibilidade de ocorrer novamente. Em outras palavras, a emoção seria uma sinalização para manter o organismo preparado para a ação por tempo suficientemente seguro. O fato do circuito de Papez, que faz parte do sistema límbico, ser um circuito neural fechado parece significativo para a manutenção prolongada da experiência emocional. Os circuitos fechados mantêm uma atividade ao longo do tempo pela retroativação (o último elemento ativa o primeiro e assim indefinidamente até que alguma informação inibitória interrompa essa reverberação). A importância da manutenção prolongada de uma emoção tem a mesma importância da manutenção prolongada da sensação dolorosa. O sistema da dor tem uma via de condução rápida (percebida cognitivamente como dor precoce, aguda) para o desencadeamento de respostas rápidas de defesa e uma via de condução lenta (dor tardia, surda e contínua) para proteção contínua das regiões afetadas para a sua cura.

A localização da ocorrência do evento perceptual da emoção no córtex cerebral leva a restringir sua ocorrência apenas aos animais que têm essa estrutura neural. Os animais com estruturas corticais pouco desenvolvidas, tal como peixes e anfíbios, não teriam moções? E os invertebrados? Teriam estruturas alternativas responsável por emoções? Concentrando-nos apenas em mamíferos, o ponto importante é a maneira como essa estrutura é ativada. A teoria de Cannon-Bard admite que o processo de elaboração cognitiva da emoção ocorreria no córtex decorrente da transmissão da atividade dos circuitos hipotalâmicos. Não seria o reconhecimento do significado dos estímulos, ao menos nos mamíferos recentes, elaborado no neocórtex e transmitido ao sistema límbico que ativaria as alterações viscerais, motoras e cognitivas da emoção? A resposta parece provir da análise geral da organização dos comportamentos.

O comportamento é uma propriedade inerente dos organismos e a possibilidade de interação ativa com o meio ambiente é uma das propriedades fundamentais que garante a sobrevivência. Os organismos vivos são sistemas organizados em base celular em equilíbrio dinâmico temporário dentro de uma natureza altamente entrópica (desorganizadora). Este equilíbrio dinâmico pode ser representado por uma inter-relação constante de agressão-defesa e o organismo sobrevive enquanto suas defesas superarem a agressão do ambiente. Para isso, o organismo se defende extraindo elementos da natureza, principalmente energia, que é necessária para essa luta constante. Essas maneiras de se inter-relacionar são os comportamentos e sem eles não se consegue viver. Tanto assim é que dizemos que um indivíduo está morto quando ele não mais interage ativamente com o meio. O sistema nervoso foi a estrutura que se originou e evoluiu com a função de organizar o comportamento e promover a manutenção das condições do meio interno aproximadamente constantes. Esta segunda função é denominada de homeostase. Parte dos processos homeostáticos que corrigem os desequilíbrios que ocorrem dentro do organismo envolve interação com o meio ambiente. Exemplificando, a quantidade de água no organismo é regulada pelo comportamento de beber, a taxa de glicose no sangue (glicemia) pelos alimentos. Outros desses processos, como a regulação do equilíbrio ácido-básico, da pressão arterial, e muitos outros, não requerem interação com o meio ambiente em condições normais de vida (casos anormais de queda excessiva da pressão arterial, como na hemorragia intensa, desencadeiam sede e comportamentos de busca e ingestão de água).

Nos vertebrados e em grande parte dos invertebrados, o sistema nervoso está organizado de tal maneira que os comportamentos têm sempre três componentes: o motor (que ativa os músculos esqueléticos); o visceral (que ativa coração, pulmão fígado etc.) e o cognitivo (perceptual). Não há mais dúvidas de que as informações coletadas pelos órgãos sensoriais dos invertebrados (olhos, por exemplo) são processadas em seus sistemas nervosos para conferir um "mapa cognitivo" do ambiente e permitir que os animais consigam emitir respostas orientadas dentro do ambiente. O componente motor é o efetor das interações com o ambiente e o visceral tem a função de dar condições ótimas para que os componentes motores possam ser executados com maior eficácia. Assim, ao lado de dezenas de ajustes, o coração bate mais depressa e mais forte para mandar mais sangue aos músculos, coração e diversas partes do cérebro, locais onde os vasos sangüíneos se dilatam. Há relaxamento da musculatura do tubo digestivo para reduzir a digestão e deslocar mais sangue para circular, assim como a

vasoconstrição periférica com o mesmo fim. Esta última reação tem a função protetora de evitar a perda de sangue em caso de luta. O interessante é que essas reações viscerais ocorrem antecipadamente à execução de um movimento (Timo-Iaria, 1985). Por exemplo, quando se decide levantar o braço ocorre vasodilatação nos músculos desse braço. De modo semelhante, a estimulação de circuitos neurais responsáveis pela motricidade também evoca respostas viscerais também em animais descerebrados (Cravo, 1982). Mesmo reflexos simples, como o de flexão, são acompanhados por uma constelação de ajustes viscerais. Esses dados indicam que os circuitos motores e viscerais da organização do comportamento estão em paralelo, ou seja, que têm ligações entre si que promovem ativação dos dois componentes ao mesmo tempo.

A função do componente cognitivo do comportamento é fácil de entender. Os peixes estudados pelo Prof. Gilson Volpato em seu laboratório no *campus* de Botucatu da Universidade Estadual Paulista mostram uma modificação progressiva do comportamento que é muito comum. Trazidos ao laboratório, eles inicialmente comem pouco ou permanecem em jejum por um tempo. Em uma etapa seguinte, eles aprendem que as pessoas significam possibilidade de alimento (percebem os estímulos e seus significados) e nadam agitados de um lugar para outro. Ao final, eles aprendem que o alimento é colocado no lado do aquário mais próximo ao corredor de passagem das pessoas e se condicionam a irem esperar o alimento nesse local. Este exemplo mostra *que o componente cognitivo organiza os comportamento*s. A fome é um dado cognitivo que entra na organização do comportamento de ir em busca do alimento e comer. Detalhando melhor, a fome é um sinal cognitivo que informa a redução dos estoques de nutrientes energéticos no organismo e aciona os comportamentos que culminam na elevação do nível de reservas energéticas. A emoção também tem as mesmas características. Jogar futebol pode ser uma atividade expressa por uma seqüência mínima de comportamentos quando é praticada por obrigação, entretanto, se existe alegria em ir jogar futebol com os amigos um conjunto de outros comportamentos ocorre (encontrar os amigos, rir juntos, maior empenho e menos agressividade nas disputas da bola). Isso mostra que a participação do componente emocional na organização do comportamento se faz evocando e direcionando cadeias específicas de comportamentos. Da mesma maneira, o medo de ser atacado no escuro ou cair em um buraco evita que as crianças saiam de suas casas e se aventurem pelas ruas não iluminadas mesmo que desejem encontrar seus amigos.

O sistema nervoso central detecta as informações do ambiente, analisa-as e determina os seus significados, podendo simplesmente descartá-las, estocá-las ou programar um comportamento em resposta, pô-lo em execução, conferir e corrigir os movimentos em execução e monitorar os efeitos conseqüentes das respostas emitidas. Diversas etapas dessa seqüência de eventos são processos cognitivos e a sua impossibilidade de ocorrência pode alterar drasticamente o comportamento e alterar a vida dos animais. A visão é o canal sensorial predominante de coleta de informações do ambiente no ser humano e sua perda (por problemas nos olhos ou dentro do sistema nervoso central) elimina a possibilidade de emissão de uma série de comportamentos, reduz muito a eficácia de outros, além de colocar a vida em risco, caso não tenha ajuda de outras pessoas com visão normal. Assim como na cegueira, todas as limitações cognitivas, incluindo a qualidade e quantidade de informações, levam a prejuízos no comportamento. Pode-se extrair desta análise que *o componente cognitivo, além de organizar comportamentos específicos, confere eficácia*, ou seja, contribui direta ou indiretamente para a sobrevivência. Escolher um caminho pensando nos possíveis obstáculos dos demais é sem dúvida um comportamento eficaz organizado pelo processo cognitivo de pensar. O pensar, neste caso, é conscientizar a viabilidade e/ou demora de passagem nos possíveis caminhos. O Prof. César Timo-Iaria, da Faculdade de Medicina da Universidade de São Paulo, tem defendido essas idéias em nosso meio há décadas (Timo-Iaria 1977; 1985). Para ele, a consciência é a propriedade do sistema nervoso que tem a função de detectar, analisar e atribuir significado aos estímulos.

Construindo uma definição

A seleção dos elementos da análise das definições mais freqüentemente citadas permite elaborar uma outra definição: *as emoções são sinalizações cognitivas que dão eficácia aos comportamentos que procuram solucionar problemas impostos pelo meio ambiente.*

Seria essa definição adequada? A sua adequação pode ser avaliada pela coerência e/ou poder heurístico que confere aos dados conhecidos.

A definição e os diferentes tipos de emoções

O primeiro ponto desta tarefa é analisar se a definição é universal, isto é, se ela é adequada para todas as emoções. É tarefa difícil sabermos quantas e quais são as emoções existentes. Há mais de 30 anos o Prof. Arno Engelman do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo se defrontou com esta questão. Ele levantou todas as palavras existentes na língua portuguesa que denotavam relação com sentimentos, emoções ou estados afetivos e tentou agrupá-las pela proximidade semântica. Todos conseguem perceber que apreensão, temor, ansiedade, medo, terror, pavor e pânico são experiências subjetivas da mesma classe e que variam segundo a intensidade. Um eixo de polarização diferente seria o da alegria: estar disposto; animado; contente; feliz; alegre; eufórico. Os estudiosos, principalmente os biólogos, logo perceberam que o fator comum do eixo da ansiedade-medo-pânico é o perigo. A propriedade de evocar e direcionar os comportamentos de fuga, esquiva ou luta tornou patente que as emoções desse eixo são sinais cognitivos que indicam perigo e dão eficácia aos comportamentos de defesa. Essa dedução mostra adequação da definição proposta para o caso do medo. Serviria para o eixo da raiva? Esse eixo não permite gradação da intensidade emocional que vai da irritação para a raiva que é usada como sinônimo de ira, cólera e ódio. Essa emoção ocorre nas situações onde a execução ou o prosseguimento do comportamento em curso é impedido. Esse eixo emocional evoca intensificação dos comportamentos e, na falta de solução, evoca comportamentos agressivos para a remoção do impedimento. Vê-se aqui que o comportamento agressivo pode ser gerado e direcionado pela raiva (agressividade ofensiva que pode ir de apenas um insulto ao homicídio com requintes de perversidade) e pelo medo (agressividade defensiva) com objetivos funcionais diferentes. A definição proposta parece se adequar a este eixo emocional.

Contentamento-alegria-felicidade ocorre quando expectativas ou necessidades de um indivíduo vão ser ou são satisfeitas. Um bom amigo desperta alegria porque traz a expectativa de passar novamente bons momentos juntos. Ser salvo de um incêndio traz alegria. Receber presentes significa ter amigos ou que algo de bom foi recebido e traz alegria. As festas são atividades sociais para aumentar e prolongar a alegria (por exemplo, a partilha dos povos primitivos quando retornavam com caça) ou para realização de expectativas (encontrar uma parceira, por exemplo) que darão alegria. Esses dados sugerem que sua função é a de indicar que uma sucessão de comportamentos está em um curso adequado ou que levou ao objetivo almejado e, portanto, devem ser mantida e repetida. Essa função, entretanto, é exercida pelo sistema

de prazer-aversão. O sistema de prazer parece se sobrepor ao eixo da alegria, porém, não parece ser a mesma coisa. Como se verá mais adiante, esse sistema prazer-aversão ocorre em animais onde a alegria parece não ocorrer. O contentamento-alegria evoca um padrão específico de comportamento (pulos, abanar o rabo e correr no cão ou o sorriso na espécie humana) e a função desse comportamento não é evidente. É possível aventar-se e pesquisar a hipótese de que a alegria seja uma emoção de função social exclusiva de vertebrados filogeneticamente mais recentes, sendo expressões equivalentes àquelas mediadas pelo sistema de prazer nos demais animais. A falta de determinação da função biológica da alegria não invalida a definição de emoção que estamos avaliando. Dois pontos adicionais podem ser considerados neste tipo de emoção. Primeiro, a alegria excessiva caracteriza estado de euforia com agitação motora que lembra a induzida também por drogas, principalmente aquelas que agem liberando a dopamina nas terminações nervosas centrais. O sistema cerebral de prazer envolve também este neurotransmissor central (Bressan & Crippa, 2005). Segundo, o excesso de expectativa pode gerar ansiedade pela possibilidade de não realização, mesclar-se à alegria ou predominar completamente.

As manifestações comportamentais do eixo do desânimo, tristeza, depressão, incluem a redução da mobilidade corporal, adoção de postura específica (tronco arqueado, cabeça baixa, membros soltos etc.). Que função teriam esses comportamentos? A tristeza está associada à perda ou impossibilidade de obtenção de coisas desejadas. Pode-se pensar então que a sua função seria a de induzir mudança de comportamento ou situação. Essa hipótese não se sustenta, pois a imobilidade e apatia que se observam na tristeza não se coadunam com a emissão de novos comportamentos ou locomoção para a mudança de lugar e situação. Seria a tristeza uma emoção selecionada evolutivamente nos vertebrados sociais com a função de despertar comportamentos de ajuda?

A definição de emoções e a necessidade de sua conceituação

A especificação de que as emoções são relativas aos comportamentos que solucionam os problemas impostos pelo meio ambiente é fundamental para a sua diferenciação entre outros dois processos cognitivos que também têm a propriedade de evocar comportamentos e lhes conferir eficácia: as motivações homeostáticas (fome, sede, desejo sexual etc.) e as sensações (dor, calor, frio etc.).

Vimos anteriormente que durante a evolução do sistema nervoso foi mantida sua função de organizar os comportamentos e o componente cognitivo, incluindo as emoções, participa da organização desses comportamentos dando-lhes eficácia. A emissão de respostas comportamentais adequadas a cada situação, de tal maneira que os custos não sejam de maior monta que os benefícios, exige necessariamente informações a respeito de cada situação particular. As informações importantes para a organização do comportamento podem provir de três fontes principais: o meio ambiente, onde os estímulos podem ser extremamente numerosos e extremamente mutáveis; a superfície do corpo, que é a interface de contato térmico e mecânico com o ambiente; e o interior do corpo. Para cada uma dessas fontes existe um sistema de detecção, condução, análise e elaboração do significado. A visão, audição e olfação são os sistemas de detecção de informações à distância, enquanto a sensibilidade geral somática (tato, pressão, frio, calor e dor) informa eventos que ocorrem na superfície de contato corporal com o ambiente; os receptores vestibulares, musculares, articulares, ósseos e de dor detectam informações da parte interna do corpo, importantes para a organização da postura e dos movimentos. Receptores importantes e especializados detectam a temperatura, a taxa de glicose do sangue, a quantidade de água, do volume de sangue etc. e constituem um verdadeiro sistema para monitorar as condições do meio interno e disparar correções. O grupo de eventos perceptuais gerado pelas informações do ambiente interno obedece a ritmos, tais como a fome, a sede, o sono etc. As experiências cognitivas denominadas motivações (homeostáticas) se referem àquelas que culminam em correção homeostática. Elas, diferentemente das emoções e sensações, não têm a propriedade de servir como estímulos incondicionados (reforços) para o processo de aprendizagem. Um animal aprende que um comportamento é adequado ou inadequado quando é punido com um estímulo doloroso ou amedrontador. As sensações, tal como a dor, são experiências cognitivas inatas que sinalizam eventos da superfície e do interior do corpo. As emoções se referem aos eventos cognitivos gerados por estímulos e situações do meio ambiente. Os seus estímulos indutores são variáveis, ao contrário das sensações que são induzidas por um estímulo particular ou um conjunto de estímulos fixos. Essa variabilidade de estímulos ou situações indutoras das emoções parece ser extremamente adaptativa para a grande mutabilidade que ocorre na natureza. É fácil entender isso. As fontes de perigo para um animal são inúmeras. Apesar dessas diferenças, tem-se utilizado o termo motivação para todas as três modalidades de manifestações cognitivas

devido à suas capacidade de evocarem comportamentos seqüenciados e não reflexos simples.

A definição e o problema da terminologia

Como vimos anteriormente, a falta de uma definição adequada do que são as emoções levou a confusões de terminologia. Os sentimentos seriam emoções menos intensas ou seriam coisas diversas? Os sentimentos, tais como a saudade e o orgulho, não mudam o curso do comportamento em ação como as emoções. Tampouco, não mostram alterações viscerais ou comportamentais evidentes em sua grande maioria. É da experiência da maioria das pessoas que não conseguimos acelerar a freqüência das batidas do coração lembrando-nos das situações de medo pelas quais passamos. O que podemos sentir são receios. Os sentimentos poderiam ser os substitutos das emoções para a re-evocação de experiências emocionais anteriores da memória? Ou poderiam os sentimentos ser a própria memória das emoções já experienciadas?

Ao que tudo indica, os sentimentos possuem o mesmo papel funcional apontado na definição proposta para as emoções. O receio que uma situação nova evoca mostra que a associação dos sentimentos exclusivamente aos dados de memória é errônea. O receio, além de promover um aumento da atenção aos estímulos importantes da situação e colocar em prontidão o organismo para o imprevisível, leva a pessoa a reconsiderar a emissão ou não de prosseguir nessa situação, processo que é altamente adaptativo. Ou seja, ele tem o papel sinalizador para que o comportamento não ocorra de maneira aleatória e ineficaz. O receio de passar novamente por uma situação perigosa orienta o comportamento para que se evite o encontro de sinais associados a esse contexto. Em ambos os exemplos verifica-se que o receio é uma experiência cognitiva que dá eficácia ao comportamento, aspecto fundamental que permite definir as emoções. Sendo emoção, ele se polariza no eixo da ansiedade-medo. De fato, o aumento do receio pode se transformar em ansiedade ou medo que ocorre com mudança visível do comportamento em curso.

A combinação de poucas emoções, denominadas primárias ou básicas, em número e proporções diferentes, dariam origem às emoções categorizadas como sentimentos. Assim, a saudade envolveria a evocação das alegrias tidas junto a uma pessoa ou lugar, mescladas com a tristeza de sua perda. Sem sombra de dúvida, o conjunto de experiências agradáveis que o saudoso sente decorre da aprendizagem das

pessoas e das coisas que lhe deram prazer e alegria anteriormente. A função óbvia seria a de induzir ou manter o desejo de um retorno junto a essa pessoa ou lugar e, dependendo da intensidade, orientar os comportamentos atuais para que possa realizar esse objetivo (por exemplo, trabalhar em dobro para juntar dinheiro e possibilitar o retorno). O sistema gustativo mostra que tal mescla é possível, pois com a estimulação dos quatro tipos de receptores em diferentes combinações e proporções pode-se perceber uma gama de outros sabores. O mesmo acontece com a percepção das diferentes cores a partir dos receptores retinianos para o vermelho (também sensível ao amarelo), verde e azul.

A ocorrência de dois eventos cognitivos de categorias diferentes é possível. É patente que em alguns casos, tal como o do receio, existe uma mescla de uma pequena quantidade de medo e um outro dado cognitivo que é de natureza motivacional. É este último que, predominando sobre o receio, mantem em ação o comportamento que estava em curso. Essa predominância explicaria porque uma pessoa choraria de saudades. É quando o componente tristeza supera em intensidade a alegria ou o prazer rememorado.

Os sentimentos seriam também emoções secundárias, visto envolverem claramente processos de aprendizagem Isso parece ser intuitivo, uma vez que elas requerem que as emoções básicas ou primárias estejam já associadas às situações ambientais específicas para que a combinação delas em uma proporção específica desperte uma nova experiência cognitiva.

Os dados da ontogênese e a definição proposta

A inexistência de comunicação verbal nos bebês limita a pesquisa apenas aos componentes motor e visceral que são os parâmetros acessíveis também nos animais não-humanos. Sabemos atualmente que sons intensos nas gestantes aceleram a freqüência cardíaca dos fetos. Muitas pessoas consideram por essa reação que os bebês ouvem. Não se pode descartar, entretanto, a possibilidade da adrenalina materna promover essa manifestação no feto. A mesma consideração pode ser feita com a suposição de que as emoções maternas também emocionam os fetos. Ao contrário de Watson, que concluiu haver três emoções inatas (ou primárias) nos bebês recém-nascidos, observações mais rigorosas indicam que elas manifestam apenas agitação generalizada em resposta aos estímulos ou situações que evocam emoções em crianças mais velhas. Somente aos três meses que é possível a discriminação de comportamentos

que indicam satisfação e desagrado e que, progressivamente, de cada uma delas vão se diferenciando de outras mais específicas, até que aos seis meses são possíveis de serem observados comportamentos indicadores de medo, raiva, desgosto, alegria e de afeição nos vínculos sociais. Este aumento do número de modalidades se verifica até a idade adulta e envolve sem dúvida processos de aprendizagem como apontado anteriormente.

O tópico da aprendizagem no estudo das emoções é fundamental por estar implicado na formação da personalidade, no entendimento de diferentes distúrbios de fundo emocional e em suas terapias. Como vimos, as emoções são evocadas pelo significado dos estímulos que são formados em grande parte por aprendizagem. Muitas tribos de índios brasileiros criam os filhos sem proibições ou castigos e estes se tornam adultos confiantes. Um contato eventual violento com os brancos os faz medrosos. Da mesma maneira, crianças de um a três anos não têm vergonha ou medo e exploram o mundo para aprender o significado das coisas. É somente mais tarde, após as experiências emocionais repetidas (ser agradada, por exemplo) ou traumáticas (tal como o susto de se perder dos pais na multidão) é que se tornam extrovertidas ou retraídas. É bem documentado o fato de uma criança vítima de violência doméstica tornar-se um novo praticante desse tipo de crime no qual a ansiedade e o alcoolismo desempenham papel importante. É evidente que os processos terapêuticos podem se beneficiar com a determinação e recondicionamento dos significados dos estímulos e situações.

Dados filogenéticos

Os comportamentos e atividades cognitivas, incluindo as emoções, não têm a propriedade de serem preservados como fósseis. Isso determina que os estudos filogenéticos dessas manifestações se baseiem primordialmente no estudo comparativo das espécies hoje existentes. Apesar desse fato, os dados existentes permitem deduzir alguns pontos importantes da evolução das emoções.

Ao que tudo indica, os primeiros organismos que não tinham a propriedade de liberar oxigênio pela fotossíntese e necessitavam obter energia às custas de outros organismos devem ter ensaiado uma série de mutações e seleções ao longo de milhões de anos. Ao longo da história evolutiva existem muito mais casos de mutações mal sucedidas do que as espécies existentes atualmente. As espécies que sofreram mutações que levaram à capacidade de emitir respostas automáticas específicas a cada tipo de estímulo foram selecionadas. Aqueles portadores de associações vantajosas para defender ou proteger o organismo de estímulos prejudiciais, assim como reações

favoráveis à manutenção trófica e à reprodução quando associadas a certa classe de estímulos, foram mantidas ao longo da evolução. Assim, os organismos desse estágio teriam um estímulo **A** nocivo evocando uma resposta de defesa **a**; um estímulo **B** (por exemplo luz) evocando uma resposta **b** (fuga) e outras associações (Cc, Dd etc.). Esse mecanismo de organização do comportamento representou uma revolução em relação àqueles em que as necessidades, como a alimentação, crescimento e reprodução, eram dependentes de mecanismos passivos (difusão, osmose etc.) e dependentes do acaso (morte de outros organismos nas proximidades, temperatura ambiente, correntes de água etc.). A vantagem adaptativa desse tipo de organização comportamental parece ter levado à multiplicação de outras espécies, com um número cada vez maior, emitindo respostas específicas a estímulos específicos. Este estágio da evolução do comportamento poderia ser denominado de *estágio de respostas incondicionadas* ou *estágio respondente*, adotando-se respectivamente os termos criados por Pavlov e por Skinner. Esse tipo de organização do comportamento foi preservado em espécies metazoárias que surgiram mais tarde e adquiriram outros mecanismos de elaboração de respostas.

O ramo evolutivo que se desenvolveu no sentido de tornar os animais progressivamente independentes em relação às condições imposta pelo meio ambiente adquiriu a capacidade de locomoção. Essa aquisição parece estar fortemente associada ou ter sido responsável por outra etapa fundamental na evolução dos mecanismos de organização do comportamento. A locomoção acarretou o contato inevitável com um número elevado de informações devido à mudança progressiva nos locais do meio ambiente. Considerando que muitos estímulos podem ser favoráveis, enquanto outros são perigosos para a sobrevivência, o desenvolvimento de outras capacidades foi importante. Um ramo da evolução caminhou no sentido de manter uma forma radial de corpo (partes iguais em torno de muitos eixos radiais do corpo) e muitos outros evoluíram para a forma bilateral (partes iguais em torno de um só eixo). A simetria radial se manteve em apenas alguns filos (cnidarias e equinodermas) de movimentação relativamente lenta. A predominância da simetria bilateral em diferentes filos se deve às propriedades hidro e aerodinâmicas que ela confere devido à redução de atrito. Esse tipo de simetria determina um sentido de locomoção e isso condiciona a existência de uma parte anterior e posterior. Em função dos primeiros contatos com os estímulos ocorrerem na parte anterior do corpo, a concentração de sensores nessa área foi vantajosa. A necessidade de transmissão das informações desses sensores aumentou

significativamente o número de neurônios e de conexões para processamento e transmissão de informações para outras áreas do corpo com a função de coordenar de modo coerente as diferentes partes do corpo para a emissão de comportamentos (Dethier & Stelar, 1973). Esse processo é denominado encefalização. O aumento na complexidade do sistema nervoso trouxe a possibilidade adicional de executar ações motoras sem a necessidade de estímulos ambientais específicos para evocá-las. Esse tipo de comportamento é denominado de operante por Skinner e esse estágio pode ser denominado de estágio de aquisição dos comportamentos operantes ou simplesmente *estágio dos operantes*. A conciliação entre a mudança da configuração de estímulos ambientais e a necessidade de emissão de comportamentos direcionados a alguns estímulos deles (por exemplo, detectar um alimento à esquerda e nadar em sua direção) foi conseguida evolutivamente pelo desenvolvimento da propriedade de formar representações internas (cognições, mesmo que rudimentares e fugazes) do meio ambiente e organizar o comportamento em função desses dados. Uma outra necessidade associada a esse desenvolvimento foi a determinação do significado das ações emitidas e dos estímulos detectados. Ou seja, não basta ao animal formar representações internas dos inúmeros estímulos ambientais e das ações corporais realizadas. Os estímulos ambientais com os quais o animal entra em contato e as ações emitidas podem ser favoráveis, indiferentes ou desfavoráveis para a sobrevivência. Um animal pode entrar em contato com um novo tipo de alimento e ele pode ser nutritivo ou venenoso ou uma ação infantil como a de se colocar à beira de precipícios são coisas freqüentes. Excetuando-se os estímulos incondicionados aos quais respondem reflexamente, os animais não nascem com a informação de se os outros estímulos e ações são favoráveis ou desfavoráveis. Isso parece lógico em virtude do caráter mutável da natureza e da variabilidade de estímulos existentes na natureza. Além do mais, um mecanismo de reconhecimento inato do valor de sobrevivência de cada estímulo demandaria um número muito maior de neurônios e necessitaria multiplicar o tamanho do corpo. A solução para esse problema foi, sem dúvida, o desenvolvimento evolutivo de um sistema básico de sinalização interna que conferiu uma experiência cognitiva agradável, que leva a emitir comportamentos para sua busca, e uma desagradável, que leva os animais a evitá-las ou se afastarem dos estímulos que a provocam. Esse sistema é denominado pelos neobehavioristas sistema primário de reforçamento (porque reforçam a emissão de respostas), que pode ser positivo (quando há busca) ou negativo (quando ocorre rejeição). Outros autores denominam esses dados cognitivos de afetos. Essa

proposição dos neobehavioristas se baseia na impossibilidade de se dizer que os animais têm as mesmas experiências que os humanos. É bem provável que não sejam iguais devido à maior complexidade do sistema nervoso humano; entretanto, eles são equivalentes do ponto de vista funcional.

Os animais com associações de estímulos e respostas inatas, adquiridas no estágio respondente anterior, se beneficiaram com o acoplamento do sistema de sinalização agradável-desagradável (prazer-avesão), pois os estímulos passaram a adquirir significados e orientar o comportamento. Assim, estímulos nocivos, como a dor, passaram a evocar experiências extremamente aversivas, enquanto sensações como a de sabor doce passaram a evocar sinalizações agradáveis. Os animais que adquiriram a capacidade de coletar informações a respeito do nível das reservas alimentares (alimentos energéticos e água) também aumentaram a probabilidade de sobrevivência por acoplarem esse sistema de sinalização. Os animais com o acréscimo dos operantes foram beneficiados pela possibilidade de extensão de significado a uma gama muito maior de estímulos e ações feita pelo processo da aprendizagem associativa. Os estímulos e ações que ocorrem associados a uma relação estímulo-resposta inata positiva passam a ter sinalização agradável (reforço secundário ou condicionado), o mesmo acontecendo com aquelas que são negativas.

Este tópico me reporta às longas conversas com o Prof. Laurival De Lucca Jr., atualmentee professor de neurofisiologia da Faculdade de Odontologia do campus de Araraquara da UNESP, que no tempo em que estagiou em meu laboratório passou tardes discutindo o sistema de prazer-aversão dos mamíferos. Lembro-me da analogia do sistema prazer-aversão àquela da brincadeira em que se esconde um objeto e pede-se à criança para achá-lo com as informações de "frio" quando está distante do objetivo e "quente" quando está próxima. Lembro-me, também de sua proposta em investigar se os camarões de água doce *Machrobachium iheringi* têm um sistema equivalente ao de prazer-aversão dos mamíferos.

O número de estímulos e situações com os quais os vertebrados têm contato ao longo de suas vidas foi aumentando à medida que os novos filos foram surgindo. Esse aumento tornou insuficiente a sinalização por um sistema binário de agradável-desagradável (ou positivo-negativo). O surgimento de um sistema adicional, o das emoções, foi o mecanismo evolutivo que permitiu uma sinalização complementar mais específica às situações mais freqüentes e importantes da vida cuja solução é conseguida por comportamentos específicos. A análise das funções das emoções feita anteriormente

fundamenta essa afirmação. É fácil entender que a ocorrência de uma sinalização adicional, o medo, justaposto à sinalização de aversivo, é muito mais vantajosa do que apenas a variação na intensidade do aversivo. Considere um animal com fome que está em uma situação de perigo de predação. Não tendo sinalização do medo, ele sentiria apenas aversão e poderia tentar comer o predador porque a fome tem conotação aversiva. Caso ele tivesse apenas o medo, não se preocuparia com isso uma vez que não seria nem aversivo ou prazeiroso e nenhum comportamento importante seria emitido.

Uma última aquisição importante nesta linha de processos cognitivos para a organização do comportamento é a da atividade mental denominada pensamento, que varia desde uma imagem evocada por sinais simbólicos (por exemplo, a palavra ***saída*** em um local público leva à locomoção em uma determinada direção mesmo que a saída propriamente dita não esteja á vista) até as elaboradas por processos racionais (comprar ações na bolsa de valores com a dedução racional de que o valor das ações de uma determina empresa irá aumentar futuramente). A ocorrência de uma prevalência dos comportamentos emocionais sobre os organizados pelo pensamento racional indica uma hieraquização dos diferentes mecanismos de organização do comportamento com predomínio daqueles mais primitivos. Ilustra bem este ponto a afirmação de alguém que disse "fugir de medo de um pedaço de pau porque o confundiu com uma cobra é muito mais vantajoso do que pegar uma cobra pensando ser um pedaço de pau". O predomínio da organização emocional mais básica sobre a organização racional do comportamento pode ser entendido como a utilização de uma capacidade filogeneticamente mais antiga, preservada pela sua eficiência, uma vez que a mais recente não tem possibilidade de solucionar ou que precisa ser reforçada.

A possibilidade de se traçar, ao menos em linhas gerais, uma visão filogenética das emoções como sendo sinalizações que dão eficácia aos comportamentos parece contribuir para a validade da definição que estamos discutindo.

Mecanismos fisiológicos das emoções

Os vertebrados filogeneticamente mais antigos possuem cérebros constituídos apenas pelo diencéfalo e núcleos da base. É o caso dos peixes, anfíbios e répteis cujos cérebros constituem o grupo denominado de *protoreptílicos.* A pergunta que se pode fazer é se os animais com esse tipo de cérebro podem ter emoções sem o neocórtex responsável pelos processos cognitivos e sem o sistema límbico para elaborar o

comportamento emocional. Podemos constatar que os peixes, anfíbios e répteis fogem quando ameaçados. O comportamento desses animais é orientado pelo sistema básico de reforçamento (prazer-aversão) e por um sistema primitivo de formação de mapas cognitivos, ambos localizados no tronco cerebral. A porção anterior do tronco cerebral, denominada mesencéfalo, possui duas porções distintas. A parte dorsal é denominada teto e a parte ventral de tegmento. Em peixes, anfíbios e, em menor grau nos répteis, as diferentes modalidades sensoriais convergem ao teto mesencefálico, que possibilita a formação de mapas cognitivos primitivos do ambiente e sinalização prazer-aversão. São clássicos os estudos mostrando que um sapo salta e captura um inseto colorido em vôo. Se o inseto é possuidor de mecanismos de defesa (por exemplo, tem substâncias químicas venenosas que são amargas), o animal aprende a não capturá-lo uma segunda vez. Isso mostra que os possuidores de cérebros protoreptilianos têm mecanismos de sinalização e um mapa cognitivo que lhes permite reconhecer que insetos com aquelas cores não são alimentos. Segundo Romero (2000), o teto "parece ser o verdadeiro coração do sistema nervoso, o centro controlador de toda atividade do corpo" em peixes e anfíbios.

É preciso ressaltar que o controle cognitivo foi progressivamente transferido para o córtex e, com isso, o teto deixou de ter importância para a elaboração dos processos cognitivos nos cérebros filogeneticamente mais recentes. As estruturas do sistema básico de sinalização prazer-aversão com sua conexão íntima com o hipotálamo, que é o grande sistema de saída para diferentes efetores viscerais e comportamentais, foram mantidas ao longo da evolução. Assim, os comportamentos dos animais com cérebros protoreptilianos parecem ser orientados apenas pelo sistema básico de sinalização prazer-aversão. Algumas vias, como a da dor, ativam os circuitos de aversão provavelmente por conexão inata, enquanto outras conexões se formam pelo processo da aprendizagem.

A evolução do cérebro se deu no sentido de aumentar progressivamente as estruturas corticais (córtex quer dizer capa) nos hemisférios cerebrais. A porção mais antiga do córtex tem papel no processamento das informações olfativas. Em virtude desse tipo de informação estar envolvido em diferentes processos importantes da vida dos vertebrados mais antigos da filogênese, como disputa por parceiros reprodutivos, competição por alimento etc., acredita-se que sobre o córtex olfativo (córtex piriforme) se desenvolveu uma série de outras estruturas em íntima conexão com o tálamo e hipotálamo subjacente, levando a sinalização (emoções) e organização de

comportamentos eficientes. Essas estruturas constituem o sistema límbico. Cérebros com essa aquisição, sem terem ainda o desenvolvimento neocortical, são denominados de *paleomamíferos.* Inicialmente foi proposto que o sistema límbico envolvia o córtex sensorial, tálamo, giro do cíngulo, hipocampo e hipotálamo (circuito de Papez); entretanto, outras estruturas foram sendo progressivamente incluídas, como amígdala, septo, córtex préfrontal e área cinzenta periaqueductal. O Prof. Frederico G. Graeff, do campus de Ribeirão Preto da USP, tem contribuições valiosas ao estudo do tema, das quais se destaca a determinação do sistema cerebral aversivo envolvendo a amígdala dos lobos temporais, o hipotálamo e a substância cinzenta periaqueductal (Graeff 1990) e a atribuição de tipos particulares de emoções dos comportamentos de defesa a estruturas distintas (Graeff 1990, 1994). O Prof. Marcus Lyra Brandão, da mesma Universidade, e seus colaboradores têm coletado evidências de que o colículo inferior também participa desse sistema cerebral aversivo (Brandão, 2004).

A parte filogeneticamente mais recente do sistema nervoso é, sem dúvida, a estrutura responsável pela atividade cognitiva, tal como nós a experienciamos. As características de nossa cognição são determinadas marcadamente pelo tamanho das áreas de associação representadas principalmente pelo córtex pré-frontal que, no homem, atinge 29% de todo o neocórtex, enquanto nas espécies mais primitivas de macacos representa apenas 8%. O córtex de associação tem esse nome porque associa informações das outras áreas de integração sensorial (córtex primário e secundário das diferentes modalidades sensoriais e área de associação geral) e áreas de comando da atividade motora. Os cérebros com presença de neocórtex desenvolvido são denominados de *neomamíferos* e seus portadores constituem o grupo de animais que têm a propriedade de organizar o comportamento por mecanismos cognitivos mais elaborados (pensamentos, previsões, deduções etc.).

As Professoras Anette Hoffmann e Sonia Maria Brazil Romero, ambas do *campus* da USP em Ribeirão Preto, se destacam em nosso meio pelas suas investigações e divulgação dos estudos comparativos do sistema nervoso. Em suas publicações e aulas é possível constatar que o desenvolvimento progressivo de novas estruturas encefálicas não ocorreu independentemente das estruturas filogeneticamente mais antigas e isso resultou em um controle cada vez mais complexo do comportamento. Esse princípio encontra fundamento quando se observa que é possível efetuar neurocirurgias que acabam (ao menos temporariamente) com o caráter aversivo da dor renitente sem afetar a percepção de sua existência. A validade desse princípio, então, permite explicar

porque a amígdala se associa intimamente à substância cinzenta e ao hipotálamo na intermediação das emoções envolvidas nos comportamentos de defesa, ou porque o sistema de prazer envolve circuitos extensos límbico-mesencefálicos. Esse princípio permite entender também porque sensações (como a dolorosa ou o sabor doce), as emoções (medo ou alegria) e as motivações homeostáticas (sede, fome etc.) têm um caráter afetivo agradável-desagradável que impulsiona os organismos a emitirem comportamentos que culminam em objetivos.

Os dados anatomo-fisiológicos das emoções são coerentes com a possível história filogenética dos sinalizadores cognitivos que dão eficácia ao comportamento. A convergência aos mesmos aspectos da definição nas abordagens feitas de diferentes perspectivas indica que se completou o conjunto de argumentos a respeito da validade da definição discutida.

Epílogo

Os invertebrados pertencem a diversos filos que seguiram diferentes padrões de organização do sistema nervoso ao longo da evolução. A falta de uma homologia entre os diferentes tipos de organização não permite uma dedução linear na evolução das emoções nesse grupo de animais. As observações do Profs. Walter Cunha e César Ades com as formigas e aranhas indicam que alguns invertebrados têm, ao menos, mapas cognitivos.

As abelhas lançam uma substância odorosa (feromônios) quando alguém lhes tenta roubar o mel. Essa substância evoca o comportamento de ataque em outras abelhas de maneira automática, pois o feromônio é o estímulo-sinal de perigo. Tentar saber se o feromônio evoca algum sinal cognitivo equivalente ao medo ou pânico nos faz voltar, caro leitor, ao ponto inicial de se as formigas sentem medo quando percebem o odor de uma companheira que foi esmagada e, com isso, fogem.

O Prof. Isaías Pessotti, atualmente na Universidade de Brasília, demonstrou que as abelhas melíferas têm a capacidade de aprender por condicionamento operante. Isso sugere fortemente a existência de um sistema básico de sinalização cognitiva. Isso porque estímulos indiferentes (sem conotação positiva ou negativa) associados a uma ação do animal não alteram a freqüência de emissão dessa ação, ou seja, não possibilitam a sua aprendizagem.

Assim, ao que tudo indica, a possibilidade de aprendizagem por condicionamento pode ser proposta como critério para a existência de processos

cognitivos de sinalização. Isso leva a considerar que o condicionamento pavloviano, embora tenha uma estrutura diversa, necessita também de uma sinalização positiva (agradável) ou negativa (desagradável). A apresentação de um estímulo neutro antes de outro não possibilita fixar uma resposta particular e a repetição da relação temporal dos estímulos é, quando muito, percebida como uma relação natural e eliminada do campo perceptual pelos mecanismos de atenção.

As formigas aprendem por condicionamento?

Responder a essa pergunta é um novo convite para se tentar responder se elas têm emoções e esse é o caminho da construção do conhecimento científico.

Vale a pena trilhá-lo!

REFERÊNCIAS

Brandão ML. 2004. *As Bases Biológicas do Comportamento: Introdução à Neurociência*. São Paulo: Editora Pedagógica e Universitária.

Bressan RA, Crippa JA. 2005. The role of dopamine in reward and pleasure behaviour: review of data from preclinical research. *Acta Psychiatr Scand.* 427 (supl.): 14-21.

Cravo SL. 1982. *Ajustes vegetativos provocados pela estimulação algesiógena em gatos rombencefálicos e espinais*. Dissertação de Mestrado. São Paulo, Universidade de São Paulo.

Cunha WH de A. 2004. On the panic reaction of ants to a crushed conspecific: a contribution to a psychoethology of fear. *Revista de Etologia* 6(2): 133-40.

Delgado JMR. 1971. Emoções. São Paulo: José Olympio Editora.

De Paula HMG, Hoshino K. 2002. Correlation between the fighting rates of REM sleep-deprived rats and susceptibility to the "wild running" of audiogenic seizures. Brain Research 926: 80-5.

Graeff FG. 1990. Brain defense systems and anxiety. pp. 307-354. *In*: Burrows GD, Roth, M, Noyes Jr R. (ed.). *Handbook of Anxiety: The Neurobiology of Anxiety*. Amsterdam: Elsevier.

Graeff FG. 1994. Neuroanatomy and neurotransmitter regulation of defensive behaviors and related emotion in mammals. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 27: 811-29.

Kandel ER, Schwarta JH, Jessell TM. 1997. Fundamentos da neurociência e do comportamento. Rio de Janeiro: Editora Prentice-Hall do Brasil.

Lenneberg-Hoshino C. 1999. *Mecanismos de equilíbrio populacional: avaliação do papel de um atividade eletrocortical anormal do envelhecimento no processo de renovação das gerações de roedores*. Tese de doutoramento, Botucatu, Universidade Estadual Paulista.

Lindsley DB. 1951. Emotion. pp.423-516. *In*: Stevens SS (ed.). *Handbook of Experimental Psychology*. New York: Wiley.

Malmo RB. Activation. 1962. *In*: Bachrach AJ. *Experimental Foundations of Clinical Psychology*. Nova York: Basic Books, Inc.

Romero SMB. 2000. Fundamentos de neurofisiologia comparada. Ribeirão Preto: Holos Editora.

Timo-Iaria C. 1977. A consciência como problema biológico. *Tempo Brasileiro* 49: 23-55.

Timo-Iaria C. 1985. Fisiologia do Sistema Nervoso. *In*: Aires MM. *Fisiologia Básica*. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan.

Tschenett A, Singewald N, Carli M, Balducci C, Salchner P, Vezzani A, Herzog H, Sperk G. 2003. Reduced anxiety and improved stress coping ability in mice lacking NPY-Y2 receptors. *European Journal of Neuroscience* 18:143-8.

Tufik S, Lindsey CJ, Carlini EA. 1978. Does REM-sleep deprivation induce a supersensitivity of dopaminergic receptors in the rat brain? *Pharmacology* 98: 98-105.

Vaz de Moura AT. 2001. Avaliação comportamental e eletrocardiográfica da preferência térmica no escorpião amarelo *Tytius serrulatus*. Dissertação de Mestrado, Ciências Biológicas (Zoologia), IBB, Unesp, Botucatu, SP.

Wodworth RS, Schlosberg H. 1958. Experimental Psychology. Londres: Methuen & Co. Ltda.

Zigmond MJ, Bloom FE, Landis SC, Roberts JL, Squire LR. 1999. *Fundamental Neuroscience*. San Diego, Academic Press.

Capítulo 14

O QUE, QUANDO, ONDE E COM QUEM: DECISÕES ECONÔMICAS NO COMPORTAMENTO ALIMENTAR

Arrilton Araújo

arrilton@gmail.com

Fívia de Araújo Lopes

fivialopes@gmail.com

Departamento de Fisiologia, Centro de Biociências

Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Brasil

Buscar e obter uma fonte de recursos nutricionais constitui um dos princípios básicos para a sobrevivência de qualquer indivíduo, independente da espécie e do ambiente em que viva. **Neste capítulo abordaremos a busca e obtenção de recursos nutricionais efetuados por indivíduos, solitários ou sociais, ao longo de suas vidas. As estratégias de busca e obtenção de alimentos – estratégias de forrageamento – serão abordadas sob a óptica dos modelos de otimização[41], que tem como base as noções de benefícios[42] e custos[43] associados à execução dos comportamentos envolvidos. Serão abordados fatores individuais e/ou sociais que interferem nas tomadas de decisão associadas às estratégias de forrageamento, como neofobia alimentar e suas relações com o modo de organização social e reprodutivo da espécie.**

Os recursos alimentares são fatores ambientais críticos para a sobrevivência dos indivíduos. Uma dieta composta de todos os nutrientes essenciais em quantidades adequadas de recursos se faz necessária para manter o funcionamento adequado de um organismo. A identificação dos recursos alimentares selecionados por indivíduos de uma determinada espécie permite caracterizar os hábitos e requerimentos energéticos desses animais. Muitas vezes essa caracterização se dá de modo indireto através do registro comportamental em condições naturais, onde na maioria das vezes é impossível determinar com precisão as reais necessidades nutricionais em função da idade e sexo do indivíduo estudado. Assumimos então, que as espécies podem selecionar recursos que melhor satisfaçam as necessidades básicas nutricionais para a sua sobrevivência, e a partir daí descrever sua dieta e os modos de obtenção da mesma; também que recursos de alta qualidade sejam preferidos e consumidos mais que recursos de baixa qualidade. Além disso, os recursos quase sempre não estão distribuídos de modo uniforme, mas em parcelas que variam no tempo e no espaço. É possível que um recurso seja utilizado de forma desproporcional em relação à sua disponibilidade, significando uma importância crucial na vida dos consumidores.

Modelos de Forrageamento Ótimo

Todas essas questões levantadas acima começaram a ser estudadas com base em modelos teóricos e matemáticos a partir do final dos anos 60 e cada vez mais tem sido uma importante ferramenta no estudo do comportamento alimentar. MacArthur & Pianka (1966) foram os primeiros a lançar um modelo de seleção de presas baseado no princípio de otimização (*optimal foraging theory*). Em 1978, J. R. Krebs & N. B. Davies publicaram o livro "*Behavioural Ecology. An evolutionary approach*" no qual apresentaram as bases para uma abordagem do estudo do comportamento integrando noções de economia e modelização matemática, criando assim uma área do estudo do comportamento chamada ecologia comportamental. Os modelos de otimização têm como componentes básicos a existência de decisões, de valor (*currency*) e de limitações ou restrições no que se refere à aquisição de itens alimentares. Em 1986, Stephens & Krebs lançaram o livro "*Foraging theory*" que explicita a lógica formal e os elementos dos modelos de forrageamento ótimo.

[41] Neologismo para o termo em inglês *optimization*, que é a busca de melhor benefício possível numa dada situação em que o animal se encontra.

[42] Efeito positivo de uma característica ou comportamento executado que aumente a possibilidade de sobrevivência e/ou reprodução do(s) indivíduo(s) envolvido(s). Exemplo: a obtenção de energia através da ingestão de alimentos.

[43] Efeito negativo de uma característica ou comportamento executado que irá reduzir a sobrevivência e/ou a reprodução de um indivíduo. Exemplo: a energia e tempo gastos na procura de alimento.

Teoria do forrageamento ótimo

A análise dos comportamentos por meio de modelos implica em estratégias que pressupõe tomada de **decisão**. Para o estudo de decisões realizadas por animais, entendemos que não há escolha consciente como discutimos comumente com relação a humanos. No entanto, animais confrontados com diferentes opções deverão adotar uma delas, a partir da utilização de seus mecanismos sensoriais e cognitivos que permitam a "escolha" da opção que resulte em maior aptidão. Nos modelos de forrageamento ótimo, as decisões são basicamente aplicadas a dois tipos de problemas: que presas consumir e quando deixar a **parcela**[44] que contém o alimento. No primeiro caso, o indivíduo que encontra uma fonte de alimentos deverá "decidir" se consome ou não o alimento. Se for uma presa móvel, o predador deverá decidir se a persegue e durante quanto tempo, e quando ele deverá abandonar a perseguição se não capturar a presa. No segundo caso, o indivíduo deverá decidir se permanece numa área após um determinado tempo ou se muda para outras parcelas de presas (Stephens & Krebs 1986). Em todos esses casos a decisão ótima depende do rendimento de cada uma das alternativas, ou seja, da assunção de valor das opções.

O segundo componente dos modelos de otimização é a assunção de que a existência de **valores** diferentes entre as opções é o critério usado para comparar as possíveis decisões tomadas pelo indivíduo. Supomos que tão logo o indivíduo seja confrontado com uma escolha, ele opte por aquela que irá maximizar a aptidão ou minimizar os custos. Esse valor é uma representação quantitativa e hipotética da aptidão que corresponde a uma decisão. De acordo com o modelo, haveria uma característica *Z* ao invés de outras se ela atende ao critério do valor em si, p.e. número de presas ingeridas, e a um princípio de escolha – p.e., maximização[45].

O terceiro componente é o pressuposto de **restrições**, que são todos os fatores que limitam e definem a relação entre o valor do recurso e a decisão. As restrições não podem ser modificadas pelos animais, e podem advir de parâmetros matemáticos – todas as formigas são iguais – que podem aparecer em modelos de otimização simplificados; de parâmetros físicos – um rato não pode estar em dois lugares ao mesmo tempo; e de parâmetros biológicos – formigas não conseguem distinguir uma semente que pese 0,01g de outra que pese 0,02g ou um peixe não consegue permanecer 5 min fora da água. A existência de restrições podem não ter importância real para o modelo em desenvolvimento.

Outras restrições são encontradas em modelos de forrageamento como: procurar e manipular a presa são atividades incompatíveis; encontro de presas é sequencial e não simultâneo, energia e tempo de manipulação das presas são fixos e característicos de cada presa; forrageadores reconhecem a presa instantaneamente e têm informação completa sobre a mesma, incluindo o seu valor.

Com base nesse modelo, supomos que há uma ligação direta entre a aquisição de energia e a aptidão biológica e que fatores ecológicos têm papel importante na taxa de aquisição de energia de um animal que realiza seleção de alimento. Nesta seleção, fatores como conteúdo energético do alimento, tempo e energia gastos na busca, captura e consumo têm forte influência na economia do indivíduo (Stephens & Krebs 1986). Isso resulta num parâmetro a ser levado em conta no modelo que é a rentabilidade do alimento, isto é, a relação entre o aporte energético e o tempo de captura, manipulação e

[44] Parte do ambiente onde está distribuído um determinado recurso de modo espacialmente agrupado. Na literatura em inglês é usado o termo *patch*.

[45] Obter a maior quantidade de benefícios com a menor quantidade de custos. A maximização perfeita é benefício total e custo zero.

consumo do alimento. Esse parâmetro de rentabilidade tem uma limitação automática ligada diretamente a ela - mesmo diante de outra presa, o predador por estar manipulando uma presa não poderá, teoricamente, detectar, buscar, capturar e manipular outra presa. Outro parâmetro a ser considerado é a taxa de encontro do alimento, que é expressa em número de presas consumidas/unidade de tempo. Dessa forma, como descrito acima, o modelo impõe a limitação de que um indivíduo encontre suas presas de modo sequencial e nunca simultâneo.

Em função dos parâmetros de rentabilidade de um alimento e de sua taxa de encontro, o modelo apresenta algumas predições, tais como: a inclusão de um novo alimento na dieta não é dependente da disponibilidade, mas da rentabilidade dos alimentos que já fazem parte da dieta; o aumento absoluto de disponibilidade do alimento pode incluir a redução da variabilidade de dieta visto que as presas ótimas estão mais numerosas; um alimento não pode ser parcialmente preferido, ou ele faz parte da dieta ou é excluído.

Quando recursos são utilizados de modo desproporcional à sua disponibilidade, torna-se fácil demonstrar que ele está sendo selecionado (Johnson 1980). Essa seleção de um recurso alimentar ocorre em função das necessidades de um animal para adquirir energia e elementos estruturais suficientes para o crescimento e/ou manutenção do bom funcionamento de seu corpo, combater parasitas e doenças em geral (Louw & Mitchell 1996), respeitando, é claro, a relação entre os benefícios que o alimento pode oferecer e os custos de aquisição do mesmo.

A seleção de presas pode estar, portanto, ligada a fatores como disponibilidade, estratégias de escape/defesa, tempo de manipulação, tamanho e reconhecimento da presa. Em seu estudo clássico sobre a seleção de presas e estratégias de forrageamento em papa-moscas cinzentos (*Muscicapa striata*), Davies (1977) descreve a dieta dessa espécie composta essencialmente por dípteros, além de outros insetos como coleópteros, afídeos, vespas (Ichneumonoidea) e larvas. Duas são as suas estratégias de forrageamento: o sentar e esperar próximo ao solo e voos na copa das árvores. A frequência de uso do "sentar-esperar" está diretamente ligada à abundância de presas grandes, mas não é alterada se há abundância de presas pequenas. Papa-moscas adultos consomem mais dípteros grandes quanto maior a disponibilidade dessas presas. Isso é consistente com a ideia de que há preferência por presas grandes e que somente quando a abundância das presas preferidas é reduzida, há o consumo de pequenas presas - dípteros e pulgões – caracterizando uma tomada de decisão.

Davies (1977) mostra ainda que dípteros grandes mediam até 8 mm e os pequenos 3 mm. Baseado em Bryant (1973), Davies estimou que grandes presas valessem 30 calorias e pequenas presas 3 calorias. Assim, com o aumento de abundância de presas grandes, os papa-moscas adultos adotariam a estratégia de "sentar-esperar" que seria mais vantajosa por ela permitir incorporar presas mais rentáveis energeticamente.

O fato de presas grandes estarem disponíveis no ambiente, não significa que elas serão as mais consumidas pelo predador. No mesmo artigo Davies (1977) relata que existem seis tipos de presas grandes que estão disponíveis em proporções diferentes no ambiente, contudo o consumo dessas presas não é diretamente proporcional a sua disponibilidade. Dípteros da família Mucidae são as presas mais comumente encontradas no ambiente (61,5%), são muito rápidos em seu vôo e, portanto uma presa de captura difícil, representando apenas 22,7% da dieta. Já os dípteros da família Scatophagidae correspondem a 10,8% das presas grandes disponíveis e 43,8% da dieta. A razão apontada pelo autor é que estas são presas fáceis de serem capturadas. Ao mesmo tempo abelhas do gênero *Bombus* estão disponíveis em proporção semelhante

aos Scatophagidae (10,1%) e praticamente não são consumidas em função do perigo representado pelo ferrão e do tempo de manipulação requerido antes do consumo. Assim, papa-moscas adultos podem rejeitar presas pequenas que não compensam em termos de ganhos energéticos o esforço de captura, enquanto presas muito grandes podem ser rejeitadas por gerar tempo de manipulação desproporcionalmente elevado e riscos.

O maçarico de pés vermelhos (*Tringa totanus*) apresenta preferência por determinados tipos de presas, os poliquetas *Nereis diversicolor* e *Nephytes hombergi* e o crustáceo *Corophium*, de modo semelhante ao descrito por Davies (Goss-Custad 1977a, 1977b). Os dois poliquetas são escolhidos de modo semelhante e aporta mais energia que o crustáceo. No entanto Goss-Custard observa que, apesar de menos rentável energeticamente o crustáceo continua sendo ingerido, a escolha ocorrendo em função de outra razão que poderia ser a presença de algum componente imprescindível.

Esse tipo de escolha parece também acontecer com o sagui do nordeste brasileiro, *Callithrix jacchus* (Callitrichidae), considerado generalista em sua dieta, consumindo presas animais, frutos, néctar e exsudados (Ferrari & Lopes Ferrari 1989; Mittermeier *et al.* 1988; Rylands 1996; Sussman & Kinzey 1984). Frutos apesar de apresentarem disponibilidade sazonal, fornecem um retorno energético mais rápido quando comparado à obtenção dos exsudados. Os carboidratos provenientes dos frutos são digeridos mais facilmente do que aqueles dos exsudados, visto que nesses últimos há a presença de taninos que aumentam o tempo de digestão/absorção (Garber 1994, Melo *et al.* 1997).

Os exsudados se tornam o principal alimento nos períodos de carência de frutos (Castro et al. 2000; Castro & Araújo 2007; Rylands & Farias 1993), mas continuam a ser consumidos mesmo com abundância dos frutos em função da presença de cálcio e magnésio na sua composição (Garber 1994; Melo *et al.* 1997), itens importantes no período de reprodução, em particular durante a lactação embora contenha pouca proteína (Garber 1994; Mittermeier *et al*. 1988).

Assim, tanto os maçaricos de pés-vermelhos como os saguis estão de fato realizando escolhas em relação a suas dietas. Podemos imaginar que os indivíduos estão deixando de maximizar a escolha do item alimentar reduzindo, do ponto de vista energético, o seu provável benefício. Por outro lado estará maximizando a obtenção de recursos que atendam a necessidades específicas de componentes da dieta. O que se espera na realidade é que os indivíduos combinem energia e nutrientes indispensáveis gerando uma curva de benefícios máximos para todos os itens. Esse balanço obviamente ocorre em função da disponibilidade de alimentos no ambiente. Considerando que na teoria do forrageamento ótimo o predador seleciona a presa para maximizar o seu ganho, é possível inferir que o predador que tenha a capacidade de estimar corretamente a rentabilidade da presa em termos de benefícios e custos certamente aumentará a sua aptidão.

O ajuste em relação à disponibilidade do alimento pode ser observada em diversas espécies. Os alimentos provêm, em última instância proteínas, carboidratos, lipídeos, fibras e vitaminas, além de diversos sais minerais que mantêm ativos os processos biológicos (Dunbar 1988; Louw & Mitchell 1996). Apesar de todas as espécies utilizarem esses elementos da dieta, elas diferem enormemente nas proporções de ingestão e necessidades dos mesmos. Pequenos animais têm taxa metabólica elevada necessitando ingerir alimentos em intervalos mais curtos, correndo riscos de sofrerem com restrições se não obtiver novos "pacotes" de energia. Pequenos pássaros como o chapim-real (*Parus major*, Paridae), espécie européia e asiática, para manter o peso corporal e as atividades comportamentais tem que se alimentar a intervalos de tempo

curtos. Como durante a noite isto se torna impossível essa espécie usa a estratégia de reduzir a temperatura corporal e consequentemente o consumo de energia (Bednekoff *et al.* 1994).

O mesmo parece ocorrer com *C. jacchus.* Hetherington (1978) relata que a temperatura corporal é reduzida em até 5°C durante a noite, como consequência da redução no metabolismo. Essa queda no metabolismo também é relatada para *Saguinus oedipus* (sauim de cabeça branca) e *S. fuscicollis* (sauim de cara suja) (Hampton Jr., 1973) e para *Leontopithecus rosalia* (mico-leão-dourado) (Thompson *et al.* 1994), todas espécies da mesma família de primatas (Callitrichidae).

Outros animais são capazes de estocar energia e podem passar longos períodos sem ingerir alimentos como camelos, dromedários e ursos. Essas espécies ingerem a maior quantidade de alimento possível de modo a gerar reservas sob a forma de gordura corporal. No caso de camelos e dromedários a reserva é utilizada nos deslocamentos em áreas desérticas onde a disponibilidade alimentar é reduzida. Já ursos utilizarão os estoques de gordura corporal durante o inverno visto que o alimento estará ausente ou reduzido em função das condições climáticas (Turquier 1994). O animal é obrigado a procurar alimento, suportando diferentes pressões ambientais, atendendo suas limitações fisiológicas (Dunbar 1988), e suas adaptações morfológicas e comportamentais (Ferrari 1996; Rylands 1996).

Outro fator a ser levado em conta de acordo com a teoria do forrageamento ótimo é a tomada de decisão não somente em função dos benefícios do alimento, mas também dos riscos associados à decisão de forrageamento. A estrutura do ambiente, em termos de maior ou menor proteção, pode influenciar na decisão tomada pelo predador além da disponibilidade de alimento. A característica do ambiente pode servir como informação indireta dos riscos de predação tais como locais para esconderijo e áreas de escape. Arcis & Desor (2003) testaram a disponibilidade de alimento e a estrutura física do ambiente como fatores passíveis de modificar o comportamento de forrageamento em ratos adultos em laboratório. Esses autores, num primeiro experimento, ofereceram aos ratos duas áreas de forrageamento que diferiam apenas na "proteção" representada pela densidade de colunas (blocos plásticos preenchidos com cimento) na proporção 1:1/3 entre os lados de uma arena. No segundo experimento, o ambiente era constante (mesma densidade de colunas), com densidades diferentes de alimentos – proporção de itens alimentares 1:3 entre os lados da arena. E no terceiro experimento esses dois fatores eram cruzados. No primeiro experimento os ratos gastaram a maior parte do tempo no lado da arena com maior proteção (densidade de colunas) e consumiram mais alimento nesse lado. O mesmo aconteceu com relação à densidade de alimentos, a maior parte do tempo eles permaneceram no lado da arena onde havia mais alimento, embora o consumo tenha sido igual. Além disso, escolheram a arena com maior proteção e com consumo semelhante entre as disponibilidades de alimento. Esses resultados mostram claramente que os indivíduos levam em conta vários fatores ambientais como disponibilidade de alimento e proteção contra predadores no momento de tomada de decisão, parecendo a proteção contra predadores o primeiro fator a ser levado em conta, pelo menos em animais sem privação alimentar.

A tomada de decisão pode depender do estado interno do indivíduo, mostrando que a suposta ligação linear entre a taxa de aquisição de energia e a aptidão não explica todas as situações encontradas na natureza. Real & Caraco (1986) propõem, então, a teoria do *forrageamento sensível ao risco*, onde a variância pode afetar a aptidão do indivíduo, em função da relação entre a taxa de aquisição requerida e a taxa corrente disponível. Imaginemos um animal que tem que ingerir 10 presas/dia sob o risco de morrer caso não obtenha essa ingestão. Ele tem de escolher entre dois ambientes onde

são encontras suas presas: em "Z" a probabilidade de encontrar o alimento é constante, de 5 presas/dia; em "X" ele poderá encontrar 10 presas/dia ou nenhuma. Se ele escolhe o primeiro ambiente certamente morrerá, pois a taxa de aquisição de energia atende apenas a metade de suas necessidades. Se escolher o segundo ambiente ele correrá o risco de nada obter ou de obter a taxa necessária. Em resumo, o animal terá a escolha entre certeza de morte ou o risco de morrer. A expectativa é que o animal escolha o ambiente "X" adotando a estratégia pró-risco. Porém se outra espécie de predador também ocupa esse ambiente e tem uma necessidade mínima de 4 presas/dia, o animal escolherá o ambiente "Z" que oferece a estabilidade, sendo aversiva ao risco.

Teoria de ponto central

Outro modelo de otimização aplicado ao forrageamento é o modelo de ponto central. O modelo considera que o indivíduo busca/captura o alimento em uma parcela e deve transportar esse alimento a um determinado lugar fixo, como por exemplo, o ninho de uma ave, uma colônia de formigas ou mesmo um local de estocagem de alimento, no caso de um esquilo (Orians & Pearson 1979; Schoener 1979). Um dos pressupostos desse modelo é que o número de presas coletadas pelo predador é diretamente proporcional ao tempo de permanência na parcela e à distância entre a parcela e o ponto central (um ninho, p.e.). Isso seria explicado pelo custo de permanência e/ou transporte e aumenta na forma de gasto de energia/tempo diminuindo o ganho líquido de energia (Charnov 1976).

Utilizando as ideias da teoria do forrageamento de ponto central, Martin & Vinson (2008) estudaram a influência da distância no forrageamento de formigas lava-pés (*Solenopsis invicta*). Eles dispuseram fontes de alimento (solução de sucrose) em 3 locais diferentes – 8, 16 e 32 m distantes do ninho – e mediram a carga transportada pelas operárias. Os autores constataram que as operárias carregavam maior quantidade de alimento na distância de 32m, enquanto nos demais não foram diferentes. Além disso, só havia passagem de alimento de uma operária a outra no meio da trilha entre as operárias que iam para a fonte mais distante, e por isso cada indivíduo chegava à fonte dos 32 m já portando uma carga de alimento. No entanto fatores como tamanho da operária e a umidade do ambiente pareceram influenciar esse transporte visto que operárias que se deslocavam à fonte mais distante eram menores e voltavam desidratadas. Assim o balanço hídrico corporal é uma limitação ao modelo de forrageamento de ponto central em animais sensíveis a variações de umidade do ambiente, resultando em perda maior para a colônia que a energia ganha.

Teorema do valor marginal

Podemos observar na natureza que em grande parte do tempo os recursos estão dispostos de modo descontínuo no ambiente, onde parcelas contêm altas concentrações do recurso e o espaço entre elas inexiste ou é bastante reduzido. Do mesmo modo, algumas parcelas são mais ricas que outras em termos de quantidade e/ou qualidade de recursos. Um indivíduo que forrageia numa determinada parcela levará à diminuição da concentração de recursos, chegando o momento em que ele deverá deixar essa parcela e buscar outra. A tomada de decisão será de continuar nessa parcela ou deixá-la e buscar outra com quantidades adequadas de recursos.

Imaginemos um pombo que busca alimento numa praça pública e encontra uma área "A" de 2 m^2 com 100 grãos de milho jogados por uma senhora. Quanto mais tempo ele permanece nessa área mais ele consegue ingerir grãos e ao mesmo tempo diminui a probabilidade de encontrar novos grãos nessa mesma área, pois a medida que ele acumula milhos no papo diminui a densidade de grãos sobre a calçada da praça. Num determinado momento ele deverá decidir se continua nessa área "A" ou se a abandona e

busca uma nova área.

Assim, no modelo teórico a taxa de encontro dos grãos pelo pombo será uma função exponencial e decrescente da densidade de presas. No modelo teórico, há ainda a suposição de que o pombo conhece todas as parcelas com grãos na praça bem como a quantidade de recursos em cada uma delas. O tempo passado entre as parcelas é função da distância entre as parcelas e a velocidade será fixa. O gasto energético da viagem entre as parcelas será compensado pelos recursos da parcela seguinte.

Na realidade nosso pombo só terá informações sobre a qualidade das parcelas dispostas na praça se ele monitora regularmente ou faz uso de dicas de outros pombos que podem vocalizar ou voar em direção a determinados locais. Em função do estado nutricional, da presença de competidores e de predadores esse pombo pode permanecer mais ou menos tempo numa parcela mesmo que os recursos estejam reduzidos, bem como viajar com maior ou menor velocidade entre as parcelas. Esses fatores são considerados como custos adicionais a serem levados em conta no momento de aplicação do modelo. Dessa forma o modelo tem sido modificado para incluir essas variáveis que não foram previstas no modelo simplificado proposto inicialmente.

Devemos ter em mente que o delineamento de modelos em algumas situações pode não incluir todas as variáveis que influenciam a decisão nos indivíduos. No entanto, tal fato não os invalida como proposição de compreensão das decisões tomadas pelos animais. Por outro lado, precisamos estar atentos e explorar alguns elementos não previstos pelos modelos. Um desses elementos será discutido na seção seguinte.

Neofobia alimentar

Apesar de não estar previsto na teoria do forrageamento ótimo, o reconhecimento de um item disponível no ambiente como alimento por parte do animal, pode ser um fator importante em suas tomadas de decisão. A teoria prevê o reconhecimento de presas (ou seja, parte do princípio que o animal já identifica o item como alimento), mas não discute propriamente a neofobia alimentar.

Considerando que o ambiente passa por constantes mudanças, um animal apresentar a capacidade de inovar e de aceitar alimentos novos, e dessa forma diversificar sua dieta, pode desempenhar um papel essencial para sua sobrevivência, uma vez que a flexibilidade comportamental permite aos animais lidarem com as mudanças ambientais (Day *et al.* 2003).

Para algumas espécies de animais, sobretudo onívoros, a flexibilidade no que se refere ao uso de recursos alimentares, pode ser essencial uma vez que a inclusão de novos itens em sua dieta é parte importante de sua estratégia alimentar. Por outro lado, os animais devem apresentar também certa cautela quanto à ingestão de alimentos novos, devendo ser capazes de evitar o consumo de alimentos tóxicos (Galef Jr. 1996; Laska & Metzker 1998). Tal **dilema do onívoro**, assim denominado por Rozin em 1996, que retrata a ambivalência das espécies onívoras em relação aos alimentos novos, remete a um questionamento: Como equilibrar a possibilidade de ampliação da dieta e o risco de envenenamento?

Visalberghi (1994) propõe que a neofobia alimentar (evitação dirigida a alimentos novos) é uma forma efetiva de reduzir os riscos de ingestão de alimentos venenosos. Essa evitação pode caracterizar-se não somente pela ausência de consumo do item alimentar em questão, mas também pela ingestão de apenas pequenas quantidades de alimento (Visalberghi & Fragaszy 1995; Voelk *et al.* 2006) e é uma resposta que tem sido descrita em ratos (Galef Jr. 1993; 1996), macacos prego (Fragaszy *et al*. 1997; Visalberghi 1994; Visalberghi & Fragaszy 1995), saguis (Yamamoto & Lopes, 2004) e mesmo em seres humanos (Birch 1999; Pliner *et al.*

1995; Raudenbush & Frank 1999). A reação pode ser intensa de modo que o animal, mesmo privado de alimento, se recusa a ingerir um item alimentar não familiar, como observado em macacos rhesus (Johnson 2000). O animal deve buscar equilibrar, então, a eficiência de forrageio e a evitação de intoxicação, otimizando a busca pelo alimento. Para isso, ele precisa ter condições de detectar, discriminar e aprender sobre os sinais que indicam o que poderia representar um alimento em potencial (Laska *et al.* 2006).

Esse reconhecimento do alimento pode ocorrer a partir de experiências do próprio animal na interação com o item alimentar, nas quais ele faz uso do tato, do olfato e mesmo da sensação fornecida pela textura do alimento para tomar a decisão de consumi-lo ou não (Dominy *et al.* 2001; Johnson 2007). A composição do alimento também pode reduzir a resposta neofóbica. Testes realizados por Visalberghi (2003) utilizando macacos prego (*Cebus apella)* demonstraram que ao receberem a oportunidade de escolha entre sete alimentos desconhecidos, a preferência foi positivamente correlacionada aos alimentos contendo maiores quantidades tanto de glicose quanto de frutose, o que pode remeter a experiências anteriores do próprio animal com outros alimentos já conhecidos, inclusive no que diz respeito às consequências pós-ingestacionais.

Estudos adicionais têm mostrado ainda que a experiência de indivíduos do grupo com um determinado tipo de alimento exerce influência sobre as preferências alimentares, bem como sobre a ingestão de alimentos de uma forma geral de outros animais do mesmo grupo, podendo atenuar a resposta neofóbica. A facilitação social tal como proposta por Clayton (1978) implica num aumento da frequência de um padrão comportamental na presença de outros que estejam, simultaneamente, apresentando o mesmo comportamento. O processo não envolve imitação de um determinado comportamento ou resposta, mas o animal tem a oportunidade de aprender, através da interação com outros animais, sobre o ambiente em que ocorre a apresentação do estímulo e sobre o próprio estímulo (Heyes 1993).

Tal processo de facilitação social tem sido demonstrado de forma bastante consistente através de trabalhos como o de Galef Jr. (1993). Nesse trabalho foi observado que ratos (*Rattus norvegicus*) são influenciados pela exposição a elementos não familiares nas dietas de coespecíficos, aumentando a probabilidade de ingestão de alimentos não familiares em comparação a alimentos familiares. A partir da observação desse padrão, Galef Jr. sugeriu que a facilitação social seria de grande importância para a expansão do repertório alimentar do animal. Tal hipótese pôde ser confirmada através de trabalhos posteriores (Galef Jr. & Whiskin 1994; 2000), enfatizando a importância da modificação de padrões comportamentais graças à presença de outros indivíduos do próprio grupo.

Visalberghi & Fragaszy (1995) e Visalberghi *et al.* (1998) também observaram a ocorrência de tal processo de facilitação em macacos prego (*C. apella*). Os animais apresentaram maior probabilidade de provar e consumir um alimento novo na presença de companheiros do que quando se encontravam isolados. A facilitação pôde ser observada, inclusive, quando o animal inexperiente tinha apenas contato visual com os outros membros de seu grupo (Visalberghi & Addessi 2000).

Vitale & Queyras (1997) também verificaram a influência do grupo nos padrões alimentares de um indivíduo em sagui comum. Animais juvenis aumentaram o consumo de alimentos novos quando da presença do seu grupo familiar em comparação à situação em que estavam sozinhos. Mais do que isso, Queyras *et al.* (2000) observaram a influência do contexto social na indução da preferência por um determinado alimento. Também em saguis, Yamamoto & Lopes (2004) observaram que quando isolados,

animais juvenis apresentaram baixo consumo de itens alimentares desconhecidos quando comparados à situação de grupo, sugerindo que a facilitação social exerce uma forte influência no que se refere ao sucesso da introdução de novos itens alimentares na dieta. Tal padrão também foi evidenciado nos estudos de Voelk *et al*. (2006) que observaram que infantes, na presença de membros do grupo tiveram latência reduzida para consumo de alimentos novos diminuída, sendo os itens não familiares mais prontamente aceitos, sugerindo que a facilitação social atua na diminuição da neofobia em infantes.

O que se pode observar quanto à neofobia alimentar é que, apesar de ser um traço individual, as experiências ao longo do desenvolvimento (ou até mesmo antes do nascimento, como sugerido no trabalho de Engelmann (2010) que demonstrou que filhotes cujas mães tiveram contato com um alimento novo no final da gravidez apresentam neofobia alimentar reduzida quando diante do mesmo alimento) e mesmo as experiências sociais podem modular a expressão desse traço, favorecendo o consumo de novos itens e, em última instância, ampliando a dieta dos animais.

Forrageamento social

Para compreender as relações de cooperação e/ou competição em relação à obtenção de energia, há duas formas possíveis de abordar o problema: acúmulo de dados relativos a populações de várias espécies (método comparativo) ou o emprego de modelos teóricos para gerar hipóteses sobre o comportamento alimentar (modelos de otimização).

Até então estamos discutindo tomada de decisão e aplicação de modelos de otimização aplicados aos indivíduos. No entanto, vários grupos taxonômicos vivem ou desenvolvem parte de suas atividades diárias em agregações ou grupos sociais. Os indivíduos que compõem as agregações ou grupos sociais têm sexo, idade, relações de parentesco, experiência e postos em hierarquias de dominância diferentes. Essas características impõem ao modelo de forrageio ótimo limitações de aplicação, pois o que se aplica ao indivíduo não é observado quando consideramos o grupo/agregação. Com os modelos de forrageamento solitários podíamos comparar diferentes estratégias empregadas pelo indivíduo focando a rentabilidade das presas adquiridas por ele, e simplesmente indicar qual a mais vantajosa para determinadas situações. Agora temos que levar em conta as estratégias adotadas pelos outros componentes da agregação ou grupo social. Então o forrageio social caracteriza-se pela interdependência econômica entre diferentes indivíduos, seja na obtenção de recompensa (aumento de benefícios e/ou redução de custos), seja em situação de punição (redução de benefícios e/ou aumento de custos) (Giraldeau & Caraco 2000).

Podemos caracterizar qualquer indivíduo social em uma das três categorias de forrageador: **produtores**, que procuram ativamente o alimento no seu ambiente e quando o encontram podem protegê-lo de outros indivíduos, mas podem anunciar voluntariamente ou não o alimento encontrado para outros indivíduos; **aproveitadores,** que esperam que os produtores busquem e encontrem o alimento e se apoderam via agressão ou sequestro do alimento; ou **oportunistas**, que procuram ativamente o alimento, mas podem se apossar dos recursos encontrados por outros oportunistas ou produtores. Em teoria, um indivíduo pode adotar uma ou todas as estratégias.

Além disso, um indivíduo diante de certa quantidade de presas terá a probabilidade de atacar as diferentes presas em encontros sequenciais. Facilmente poderemos prever uma taxa de líquida de obtenção de energia – as estratégias poderiam ser "capture todas as presas" ou "capture pelo menos as presas mais rentáveis". Se agora imaginarmos dois ou mais indivíduos predadores diante das mesmas presas, a resposta

para a melhor estratégia seria: depende do que o parceiro irá fazer, depende da fome, da experiência, do sexo, da existência de hierarquia, do parentesco do parceiro e assim por diante. O que percebemos é que um modelo simples de forrageamento solitário pode não ser capaz de prever a estratégia adotada ou o ganho provável do indivíduo. Apesar de levarmos em conta questões de parentesco na aplicação do modelo, ele não é condição obrigatória. Na realidade o modelo de tomada de decisão no forrageamento social é aplicado a agregações onde não existe necessariamente parentesco e/ou relações sociais em longo prazo. O termo social do modelo serve para um conjunto de indivíduos identificáveis e que tenham relações mútuas. O critério requer que pelo menos dois indivíduos influenciem os ganhos ou perdas entre si. Para aplicar essas ideias teremos então que buscar o emprego da Teoria dos Jogos e a noção de Estratégia Evolutivamente Estável (EEE) (Quadro 1).

Para um animal se associar a outro indivíduo em uma agregação, ele deverá, em teoria, ter algum benefício com essa associação. Os benefícios comumente relacionados à alimentação são o aumento de eficiência no forrageamento e a redução da probabilidade de predação.

O aumento de eficiência de forrageio está ligado ao fato de que mais indivíduos procurando o alimento aumentam a probabilidade de encontrá-lo. Além disso, por se engajarem em atividades de rotina diárias, os outros indivíduos se beneficiarão pela passagem de informação, sendo capazes de ajustar suas atividade e decidir quando, onde, o que e como forragear (Galef Jr. & Giraldeau 2001). Isso tem algumas consequências imediatas, como a diminuição do risco de não encontrar alimento numa parcela, o aumento quanto à probabilidade de ingestão, ou mesmo facilitação de inclusão de um item na dieta, caso seja um alimento desconhecido, como discutido anteriormente.

A cooperação para aquisição de alimento, muitas vezes remete a exemplos com mamíferos, sobretudo correlacionando suas habilidades cognitivas como um requisito para o desempenho adequado da coordenação de ações para a ocorrência de cooperação. Drea & Carter (2009) desenvolveram um estudo extremamente elegante no qual demonstraram a cooperação para aquisição de alimento em hienas (*Crocuta crocuta*). As hienas são animais carnívoros e rotineiramente caçam para obter alimento, mas frequentemente não podem matar presas grandes ou combativas sem ajuda de uma equipe. O ponto de partida era exatamente evidenciar o aparato biológico adequado para desenvolver a cooperação nas hienas, particularmente a possibilidade de focar atenção nas atividades de um parceiro potencial de cooperação. As hienas foram testadas em duplas e em pequenos grupos numa tarefa que envolvia a coordenação de movimentos para aquisição de uma recompensa alimentar e todas as duplas obtiveram sucesso nessa tarefa que requeria um nível sofisticado de complexidade organizacional. Além da habilidade para cooperar, as hienas também demonstraram percepção das circunstâncias sociais bem como para os parceiros em cada dupla, ajustando o comportamento de acordo com o tamanho do grupo, relações de dominância entre os parceiros e a experiência do parceiro.

Outra vantagem relatada comumente é a redução na probabilidade de predação. Essa redução pode acontecer pela existência de: efeito de diluição – aumento no número de indivíduos na agregação/grupo social diminui a probabilidade que o indivíduo em questão seja o escolhido pelo predador; efeito de confusão, visto que as presas em maior número se deslocam em padrão aleatório não permitindo ao predador fixar por tempo suficiente e atacar a presa escolhida; redução no tempo de vigilância individual (embora a agregação/grupo permaneça com o mesmo tempo médio de vigilância); e possibilidade de existência de sinalização de alarme (vocal ou odorífera – mais

comuns).

Schultz & Finlayson (2010) aplicaram a ideia de seleção de presas – sociabilidade-forrageio a 16 comunidades de vertebrados, demonstrando que algumas características das presas fazem com que elas sejam escolhidas ou não pelo predador. Dentre essas características estão o tamanho da presa, o número de indivíduos no grupo, e a terrestrialidade. As escolhas recaem em sua maioria sobre presas grandes, terrestres, jovens, e que fazem parte de grupos pequenos. Uma explicação provável em relação ao tamanho do grupo, é que grupos grandes detectam e/ou escapam de predador pelo aumento na probabilidade de ocorrência dos efeitos de diluição (enquanto presa) e de detecção do predador (pelo maior número de indivíduos vigiando). O mesmo é mostrado por Cresswell & Quinn (2010) que estudaram a frequência e o sucesso de ataques a bandos de maçaricos de pés-vermelhos (*Tringa totonatus*) de tamanhos diferentes, por duas espécies de facões (*Accipiter nisus* e *Falco peregrinus*). Eles observaram que a frequência de ataque e o sucesso de captura da presa diminuíam com o aumento no tamanho do bando de maçaricos, resultante do efeito de detecção e escape coletivo.

Apesar dos benefícios, forragear em grupo também gera custos que deverão ser geridos pelo indivíduo visando obter a maior rentabilidade possível. Os forrageadores não são iguais e por isso irão procurar o alimento com eficiência, experiência e motivação diferentes. Além disso, os indivíduos procurarão reduzir os custos ao máximo, porém alguns podem ter mais competência que outros nessa redução. Os modelos de forrageamento social, em princípio, assumem que o alimento encontrado será dividido entre os membros da agregação/grupo social. Na realidade ele pode ser dividido igualmente entre forrageadores equivalentes, ou dividido assimetricamente em função de fatores sociais, de idade e de sexo. Então, obrigatoriamente, a presença de outros indivíduos na parcela onde o alimento se encontra implica em redução da disponibilidade do mesmo à medida que transcorre o tempo.

Mesmo que dois indivíduos sejam colaboradores na busca ao alimento numa parcela, eles sempre serão ao mesmo tempo dois concorrentes. Ilustrando a presença desses dois elementos (colaboração e competição), o estudo de Thomsen *et al.* (2010) com porcos domésticos (*Sus scrofa*) oferece um exemplo interessante. Em seu trabalho, os autores ofereceram alimentos a grupos compostos por quatro animais em três condições: recurso concentrado, fontes alimentares distribuídas a uma distância intermediária umas das outras e fontes distribuídas a longa distância (vale salientar que não havia diferenças na quantidade de recurso oferecida nas situações apresentadas aos animais, somente mudança na distribuição espacial). Os pesquisadores observaram uma elevada frequência de agressão entre os indivíduos quando o alimento estava concentrado, sugerindo competição, e uma redução gradativa na medida em que as fontes encontravam-se mais afastadas. Apesar desse resultado esperado, os autores chamaram a atenção para dois aspectos: o primeiro foi de que, apesar de mais frequente, as agressões foram menos severas e tiveram menor duração da situação mais concentrado para mais distribuído no ambiente; o segundo aspecto foi o que os autores denominaram de contágio comportamental, pois mesmo estando satisfeitos o fato de um porco observar outro animal de seu grupo se alimentando era suficiente para aumentar sua taxa ingestiva, o que pode ser compreendido como colaboração), favorecendo um consumo de alimento mais elevado na situação alimento mais concentrado quando comparada às demais situações.

A competição entre os indivíduos de um grupo pelo acesso ao alimento pode ser classificada em dois tipos: competição por exploração ou por interferência. Na competição por exploração os competidores reduzem a disponibilidade de recursos

alimentares, pela posse/consumo dos mesmos, de modo que a rentabilidade do parceiro será também reduzida. Esse tipo de competição foi demonstrado no peixe alcaboz (*Cottus gobio*) por Davey *et al.* (2006), os quais demonstraram que a taxa de crescimento dos peixes está correlacionada à densidade populacional bem como ao tipo de presa disponível durante o desenvolvimento. Esses peixes, apesar de apresentarem uma estratégia de forrageio flexível consumindo vários tipos de invertebrados, apresentam uma preferência clara por um tipo de crustáceo maior e mais móvel (*Gammarus pulex*) que não está disponível na mesma proporção que os demais invertebrados. Por essa razão, o consumo do *G. pulex* por alguns indivíduos, quando disponível, reduz ou elimina a oportunidade do consumo por outros indivíduos presentes na área do animal bem sucedido, que terá seu crescimento favorecido em relação aos demais.

Já na competição por interferência há a interação direta entre os indivíduos como no caso de relações dominante-subordinado, de modo que a rentabilidade será desigual entre os membros do grupo. Dentro da competição por interferência, um elemento que surge para controlar o acesso de outros indivíduos à fonte de recurso alimentar é a emissão de comportamentos agonísticos. Se nos referimos a uma situação de grupos organizados em hierarquia de dominância, é bastante comum os indivíduos de postos mais elevados assegurarem o acesso aos recursos utilizando-se de agonismo, sobretudo em se tratando de itens alimentares preferidos pelos animais. Em cabras leiteiras, por exemplo, o acesso aos recursos por parte dos animais de posto hierárquico mais baixo é controlado por comportamentos agonísticos dos animais dominantes. Jørgensen *et al.* (2007) observaram o agonismo aumentava de acordo com o aumento do tamanho do grupo de cabras, bem como de acordo com a preferência alimentar.

Mesmo em espécies que não se apresentam organizadas em hierarquias, como os caranguejos (*Carcinus maenas*), o agonismo pode agir nas situações de competição pelo alimento. No entanto, esses animais expressam agonismo de forma flexível, variando de acordo com a distribuição do recurso. Tanner *et al.* (2011), observaram que os níveis de agonismo são mais elevados quando os alimentos se apresentam agrupados do que quando estão distribuídos de maneira dispersa no ambiente, demonstrando uma clara relação custo-benefício na expressão do agonismo. Essa flexibilidade pôde ser observada em salmões juvenis (*Oncorhynchus keta*) (Ryer & Olla 1995) que ao serem criados se alimentando em locais com recursos concentrados são mais agressivos do que aqueles cuja alimentação ocorreu em locais com recursos dispersos. No entanto, ao serem colocados em situações com recursos concentrados, os salmões imediatamente se tornaram tão agressivos quanto os que já haviam se desenvolvido num ambiente semelhante.

Apesar da existência de competição dentro dos grupos, no momento de escolha entre duas parcelas semelhantes, a tendência é que o indivíduo escolha aquela que já tem alguns indivíduos. Animais que forrageiam em grupo podem aumentar sua eficiência usando a expressão comportamental de outros membros do grupo para estimar a qualidade de uma parcela compartilhada (Galef Jr & Giraldeau, 2001). Em função da qualidade da parcela e do número de indivíduos teremos um efeito agregativo ou repulsivo.

Uma das formas de explicar a distribuição dos animais no tempo e espaço foi a aplicação do modelo de Distribuição Livre Ideal em ambientes heterogêneos criada por Fretwel & Lucas (1969). A teoria de distribuição livre ideal prediz que os animais irão se distribuir por decisão individual em diferentes parcelas de recursos, de modo que ao final de um tempo todos obtenham quantidades de recursos/unidade de tempo equivalentes entre si e proporcional à quantidade de recursos que surge. Essa

equivalência não dependerá somente do tamanho da parcela, mas da densidade de indivíduos presentes na mesma. Parcelas ricas em alimentos, por exemplo, devem atrair mais indivíduos que parcelas pobres. Calculando os ganhos para todos os indivíduos em todas as parcelas, se a teoria estiver correta, deveríamos encontrar valores semelhantes. O termo "ideal" dessa teoria significa que os indivíduos têm igual capacidade de competição, que são oniscientes, mudam de parcela de forma livre e sem restrições ou custos, não tem interferência de competidores, os recursos são fixos no tempo e espaço, a taxa de obtenção de energia é o único fator que determina a escolha da parcela, e por fim a distribuição dos indivíduos é inteiramente determinada pela maximização da aptidão (Trezenga 1995). Ao longo das décadas seguintes à publicação de Fretwel & Lucas (1969) vários outros modelos sugiram utilizando a Distribuição Livre Ideal como ponto de partida (ver Trezenga *et al.* 1996) e vários testes do modelo continuam sendo realizados inclusive com a entrada do risco de predação (Krivan 2010; Matsumura *et al.* 2010; Miller & Coll 2010).

Dupuch *et al.* (2009) testaram a predição de que a distribuição espacial de presas será determinada principalmente pelo grau de risco inerente ao habitat. Isto é, a presa evitará os habitats mais arriscados, estando a distribuição de recursos relegada a um segundo plano. Esses autores testaram essa hipótese, com experimentos em laboratório onde peixes predadores (*Semotilus atromaculatus*) e peixes presas (*Phoxinus eos*) tinham movimentação livre, mas sem possibilidade de contato físico entre elas, entre diferentes parcelas com quantidades de alimentos e grau de risco diferentes. O que eles observaram é que tanto a espécie predadora quanto a presa na ausência uma da outra preferiram a parcela mais rica em alimentos. Na presença uma da outra, *P. eos* exibiu distribuição espacial inversamente relacionada com a presença de *S. atromaculatus*. Quando as parcelas diferem, tanto no grau de risco inerente (local onde sempre fica o predador) e quantidade de recursos, a distribuição espacial da presa foi influenciada principalmente pela distribuição de recursos e, em menor medida, pelo grau de risco inerente se o predador está ausente. Se o predador está presente na área de risco, a presa diminuiu significativamente o uso dessa parcela em comparação aos períodos em que predadores estavam ausentes. No entanto, contrariamente à previsão dos modelos, a distribuição de alimentos ainda foi o fator que mais influenciou a distribuição de *P. eos*, mesmo quando os predadores estavam presentes. Assim, a influência da distribuição de recursos e do grau de risco inerente ao habitat, sobre a distribuição de presas varia com o nível de risco de predação como previsto no modelo de distribuição livre ideal.

Considerações finais

Como discutido ao longo do capítulo, vários são os fatores intervenientes no momento da tomada de decisão de um animal diante do consumo de alimento. O que, em princípio, poderia parecer uma decisão simples, afinal o animal precisa se alimentar, e assim atender às suas necessidades nutricionais, se desdobra num sem número de elementos que culminam (ou não) no consumo.

Além disso, em se tratando de comportamento alimentar, cada espécie, por apresentar necessidades nutricionais distintas, estar submetida a condições ambientais diferentes e, por conseguinte, a pressões seletivas específicas, que precisam ser analisadas de acordo com o(s) modelo(s) que melhor possa(m) lidar com essas especificidades.

Referências bibliográficas

Arcis V, Desor D. 2003. Influence of environment structure and food availability on the

foraging behaviour of the laboratory rat. *Behavioural Process* 60: 191-198.
Bednekoff PA, Biebach HG, Krebs JR. 1994. Great tit fat reserves under unpredictable temperatures. *Journal of Avian Biology* 25: 156-160.
Birch LL. 1999. Development of food preferences. *Annual Review of Nutrition* 19: 41-62.
Bryant D. 1973. The factors influencing the selection of food by the house martin, *Delichon urbica*. *Journal of Animal Ecology* 42: 539-564.
Castro CS, Araujo A. 2007. Diet and feeding behavior of marmoset, *Callithrix jacchus. Brazilian Journal of Ecology* 7: 14 - 19.
Castro CS, Araujo A, Alho C, Dias-Filho M. 2000. Influência da distribuição espacial e temporal dos frutos, na dieta e no padrão de uso do espaço em um grupo de saguis-do-nordeste (*Callithrix jacchus*). pp. 65-80. *In*: Langguth A, Alonso C (Orgs). *A Primatologia no Brasil,* vol. 7 João Pessoa: SBPr-UFPB.
Charnov EL. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
Clayton DA. 1978. Socially facilitated behavior. *Quaterly Review of Biology* 53: 373–392.
Cressweel W, Quinn JL. 2010. Attack frequency, attack success and choice of prey group size for two predators with contrasting hunting strategies. *Animal Behaviour* 80: 643-648.
Davey AJH, Turner GF, Hawkins SJ, Doncaster CP. 2006. Mechanisms of density dependence in stream fish: exploitation competition for food reduces growth of adult European bullheads (Cottus gobio). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 63: 597–606
Davies N. 1977. Prey selection and the search strategy of the spoted flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging. *Animal Behaviour* 25: 1016-1033.
Day RL, Coe RL, Kendal JR, Laland KN. 2003. Neophilia, innovation and learning: a study of intergeneric differences in callitrhichid monkeys. *Animal Behaviour* 65: 559-571.
Dominy NJ, Lucas PW, Osorio D, Yamashita N. 2001. The sensory ecology of primates food perception. *Evolutionary Anthropology* 10: 171-186.
Drea CM, Carter AN. 2009. Cooperative problem solving in a social carnivore. *Animal Behaviour* 78: 967–977.
Dunbar RIM. 1988. *Primate social systems*. London: Croom Helm.
Dupuch A, Dill LM, Magnan P. 2009. Testing the effects of resource distribution and inherent habitat riskiness on simultaneous habitat selection by predators and prey. *Animal Behaviour* 78: 705-713.
Engelmann C. 2010. *Fatores que influenciam a neofobia alimentar em fêmeas e filhotes de saguis* **(*Callithrix jacchus*).** Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Psicobiologia da UFRN, Natal.
Ferrari SF. 1996. A vida secreta dos saguis. *Ciência Hoje* 20: 18-26.
Ferrari SF, Lopes-Ferrari MA. 1989. A re-evaluation of the social organization of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. *Folia Primatologica* 52: 132-147.
Fragaszi D, Visalberghi E, Galloway A. 1997. Infant tufted capuchin monkeys' behaviour with novel foods: opportunism, not selectivity. *Animal Behaviour* 53: 1337-1343.
Fretwel SD, Lucas HL. 1969. On territorial behavior and others factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19**:** 16-36.

Galef Jr. BG. 1993. Functions of social learning about food: a causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission. *Animal Behaviour* 46: 257-265.
Galef Jr. BG. 1996. Food selection: problems in understanding how we choose foods to eat. *Neuroscience Biobehavioral Review* 20: 67-73.
Galef Jr. BG, Whiskin EE. 1994. Passage of time reduces effects of familiarity on social learning: Functional implications. *Animal Behaviour* 48: 1057–1062.
Galef Jr. BG, Whiskin EE. 2000. Social influences on the amount of food eaten by Norway rats. *Appetite* 34: 327–332.
Galef Jr. BG, Giraldeau L-A. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* 61: 3-15.
Giraldeau L-A, Caraco T. 2000. *Social foraging theory*. New Jersey: Princenton University Press.
Garber PA. 1994. Proposed nutritional importance of plant exudates in the diet of the Panamanian tamarin, *Saguinus Oedipus geoffroyi*. *International Journal of Primatology* 5: 1-15.
Goss-Custad J. 1977a. Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Animal Behaviour* 25: 10-29.
Goss-Custard J. 1977b. The energetics of prey selection by redshank (*Tringa totanus*) in relation to pre density. *Journal of Animal Ecology* 46: 1-19.
Hammerstein P. 1998. What is evolutionary Game Theory? pp. 1-15 *In*: Dugatkin LA & Reeve HK (Orgs.) *Game Theory and Animal Behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
Hamilton WD. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-88.
Hampton Jr. JK. 1973. Diurnal heart rate and body temperature in marmosets. *American Journal of Physical Anthropology* 38: 339-342.
Hetherington CM. 1978. Circadian oscillations of body temperature in the marmoset, *Callithrix jacchus*. *Laboratory Animals* 12: 107-108.
Heyes CM. 1993. Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour* 46: 999–1010.
Johnson DH. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.
Johnson E. 2000. Food-neophobia in semi-free ranging rhesus macaques: effects of food limitation and food source. *American Journal of Primatology* 50: 25-35.
Johnson EC. 2007. Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) are not neophobic toward novel food with a high sugar content. *American Journal of Primatology* 69: 591-596.
Jørgensen GHM, Andersen IL, Bøe KE. 2007. Feed intake and social interactions in dairy goats - The effects of feeding space and type of roughage. *Applied Animal Behaviour Science* 107: 239–251.
Krebs JR, Davies NB. 1978. *Behavioural ecology. An evolutionary approach.* Sunderland: Sinauer Associates.
Krivan V. 2010. Evolutionary stability of optimal foraging: Partial preferences in the diet and patch models. *Journal of Theoretical Biology* 267: 486-494.
Laska M, Metzker K. 1998. Food avoidance learning in squirrel monkeys and common marmosets. Learning & Memory 5: 193-203.
Laska M, Freist P, Krause S. 2006. Which senses play a role in nonhuman primate food selection? A comparison between squirrel monkeys and spider monkeys. American Journal of Primatology 69: 1-13.
Louw GL, Mitchell D. 1996. *Physiological Animal Ecology*. New Jersey: Prentice Hall.
MacArthur RH, Pianka ER. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
Martin JB, Vinson SB. 2008 The influence of travel distance on sugar loading decisions

and water balance in central place foraging ant *Solenopsis invicta*. *Insectes Sociaux* 55: 129-136.

Matsumura S, Arlinghaus R, Dieckmann U. 2010. Foraging on spatially distributed resources qith sub-optimal movement, imperfect information, and travelling costs: departures from the ideal free distribution. *Oikos* 119: 1469-1483.

Maynard Smith J, Price GR. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246: 15-18.

Melo LC, Monteiro da Cruz MA, Fernandes ZF. 1997. Composição química de exsudados explorados por *Callithrix jacchus* e sua relação com a marcação de cheiro. pp. 43 – 59 *In*: Sousa MB & Menezes AA (Orgs.), *A primatologia no Brasil* - Vol. 6. Natal: EDUFRN.

Miller E, Coll M. 2010. Spatial distribution and deviations from the IFD when animals forage over large resource patches. *Behavioral Ecology* 21: 927-935.

Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho A, Fonseca AB. 1988. The marmosets, genus *Callithrix*. pp. 131-209 *In*: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho, A, Fonseca AB. (Orgs.) *Ecology and behavior of Neotropical primate.* Vol 2. Washington: WWF.

Pliner P, Eng A, Krishnan K. 1995. The effect of fear and hunger on food neophobia in humans. *Appetite* 19: 77-87.

Queyras A, Scolavino M, Puopolo M, Vitale A. 2000. Social influence on induced food preference in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica* 71: 367–374.

Raudenbush B, Frank RA. 1999. Assessing food neophobia: the role of stimuls familiarity. *Appetite* 32: 261-271.

Real L, Caraco T. 1986. Risk and foraging in stochastic environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 371-390.

Ridley M. 2000. *As origens da virtude. Um estudo biológico da solidariedade.* Rio de Janeiro, Editora Record.

Rozin, P. (1996). Sociocultural influences on human food selection. pp. 233-262 *In*: Capaldi ED. (Org.) *Why we eat what we eat*. Washington: American Psychological Association.

Ryer CH, Olla BL. 1995. The influence of food distribution upon the development of aggressive and competitive behaviour in juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Journal of Fish Biology* 46: 264–272.

Rylands AB. (1996). Habitat and evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. *American Journal of Primatology* 38: 5-18.

Rylands AB, Farias DS. 1993. Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus Callithrix. pp. 262-272 *In*: Rylands AB. (Org.), *Marmosets and tamarins. Systematics, behaviour, and ecology*. Oxford: Oxford Science Publications.

Schoener TW. 1979. Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *American Naturalist* 114: 902-914.

Schultz S, Finlayson LV. 2010. Large body and small brain and group sizes are associated with predator preferences for mammalian prey. *Behavioral Ecology* 21: 1073-1079.

Stephens DW, Krebs JR. 1986. ***Foraging theory.*** New Jersey: Princenton.

Sussman RW, Kinzey WG. 1984. The ecological role of the Callitrichidae: A review. *American Journal of Physiology and Anthropology* 64: 419–449.

Tanner CJ, Salal GD, Jackson AL. 2011. Feeding and non-feeding aggression can be induced in invasive shore crabs by altering food distribution. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 65: 249–256.

Thompson SD, Power ML, Rutledge CE, Kleiman DG. 1994. Energy metabolism and thermoregulation in the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*). *Folia Primatologica* 63: 131-143.

Thomsen LR, Nielsen BL, Larsen ON. 2010. Implications of food patch distribution on social foraging in domestic pigs (*Sus scrofa*). *Applied Animal Behaviour Science* 122: 111–118.

Trezenga T. 1995. Building on the ideal free distribution. *Advances in Ecological Research* 26: 253-394.

Trezenga T, Parker GA, Thompson DJ. 1996. Interference and the ideal free distribution: models and tests. *Behavioral Ecology* 7: 379-386.

Turquier Y. 1994. *L'organisme en équlibre avec son milieu.* Paris: Doin editeur.

Visalberghi E. 1994. Learning process and feeding behavior in monkeys. pp. 257-270 *In*: Galef BG, Mainardi M, Valsecchi P. (Orgs.) *Behavioral Aspects of Feeding: Basic and Applied Research on Mammals*. Harwood: Chur.

Visalberghi E, Sabbatini G, Stammati M, Adessi E. 2003. Preferences toward novel food in *Cebus apella*: the role of nutrients and social influences. *Physiology & Behavior* 80: 341-349.

Visalberghi E, Addessi E. 2000. Seeing group members eating a familiar food enhances the acceptance of novel foods in capuchin monkeys. *Animal Behaviour* 60: 69-76.

Visalberghi E, Fragaszy D. 1995. The behaviour of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food: the role of social context. *Animal Behaviour* 49: 1089-1095.

Visalberghi E, Valente M, Fragaszy D. 1998. Social context and consumption of unusual foods by capuchin monkeys (*Cebus apella*) over repeated encounters. *American Journal of Primatology* 45: 367–380.

Vitale A, Queyras A. 1997. The response to novel foods in common marmoset (*Callithrix jacchus*): the effects of different social contexts. *Ethology* 103: 395-403.

Voelk B, Scrauf C, Huber L. 2006. Social contact influences the response of infant marmosets towards novel food. *Animal Behaviour* 72: 356-372.

von Neumann J, Morgenstern O. 1944. Theory of Games and Economic Behavior. USA: Princeton University Press.

Wright J, Radford AN. 2010. Variance-Sensitive Green Woodhoopoes: A New Explanation for Sex Differences in Foraging? *Ethology* 116: 941-950.

Yamamoto ME, Lopes FA. 2004. Effect of Removal from the Family Group on Feeding Behavior by Captive *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology* 25: 489-500.

QUADRO 1 – TEORIA DOS JOGOS E ESTRATÉGIA EVOLUTIVAMENTE ESTÁVEL

A primeira descrição formal da Teoria dos Jogos foi publicada no livro *Theory of Games and Economic Behaviour* por von Neumann & Morgenstern (1944), que tratava de estudos econômicos. Lewontin (1961) foi o primeiro a utilizá-la em estudos de evolução, aplicando os princípios da teoria a uma espécie lutando para não ser extinta. Em 1967, Hamilton usou o termo no contexto de competição individual, descrevendo uma "estratégia imbatível", muito semelhante a uma Estratégia Evolutivamente Estável, como foi definida mais tarde por Maynard Smith & Price (1973), que também elaboraram o primeiro modelo de um jogo evolutivo.

A teoria dos jogos é uma aplicação lógica matemática no processo de tomada de decisões usada em situações em que existam conflitos de interesse para prever a melhor estratégia a ser adotada para cada um dos jogadores. Para se elaborar um bom modelo com base na Teoria dos Jogos, é necessário saber com precisão como é o cenário da competição (Hammerstein 1998), ou seja, deve-se saber quem está envolvido no jogo, quais são as ações possíveis, e como o sucesso de cada indivíduo depende do comportamento dos outros.

Um dos problemas mais famosos da teoria dos jogos é o Dilema do Prisioneiro. Nesse problema, dois criminosos estão presos por terem cometido um crime, e a polícia tem evidências para mantê-los presos por um ano, mas não para condená-los a uma pena de cinco ou vinte anos. Cada preso é posto em uma cela separada sem qualquer comunicação entre eles. As decisões dos prisioneiros são simultâneas, os quais não sabem da decisão tomada pelo outro parceiro de prisão. Em cada decisão, o prisioneiro pode atender ao seu próprio interesse e cooperar com a polícia, reduzindo assim a pena ou mesmo ficando em liberdade.

Alternativamente, cada prisioneiro poderá não delatar e purgar uma pena de 1 ano. Mas se ele calar e o parceiro delatar, ele irá purgar uma pena de 20 anos. Então o dilema é: permanecer calado, mas correr o risco de ser delatado, ou delatar e torcer que o parceiro fique calado. Então a escolha racional é delatar o colega. Se os dois traem, ambos purgarão uma pena de 5 anos, e obviamente não obterão o grau máximo de otimização.

		PRISIONEIRO B	
		Delata o parceiro	Não delata o parceiro
PRISIONEIRO A	Delata o parceiro	5 anos de prisão A 5 anos de prisão B	0 anos de prisão A 20 anos de prisão B
	Não delata o parceiro	20 anos de prisão A 0 anos de prisão B	1 ano de prisão A 1 ano de prisão B

Na biologia, essa escolha na maioria das vezes não é consciente visto que dentre as estratégias possíveis, serão selecionadas aquelas que tiverem o maior resultado de aptidão, considerando que o número de estratégias possíveis foi formado ao longo da história evolutiva da espécie.

Num determinado jogo, cada participante tentará atingir a maior aptidão possível, competindo com as estratégias do(s) outro(s) jogador(es). Com a aptidão alcançada, em determinado momento o jogador não estará motivado a mudar de estratégia unilateralmente, ou seja, sem que outros indivíduos mudem, atingindo uma estabilidade entre as estratégias adotadas na população – o equilíbrio de Nash. O ganho máximo para cada indivíduo poderia ser maior, mas na situação estável, irá depender do

comportamento dos outros indivíduos.

Na biologia os jogos, são interpretados como uma medida de adaptação, voltado para o que pode ser mantido pelo processo evolutivo. John Maynard Smith adaptou o equilíbrio de Nash para o que ele chamou de Estratégia Evolutivamente Estável (EEE), em 1982, em que a estabilidade passa a ser controlada pela seleção natural e pelo aparecimento de novas estratégias.

A EEE apresenta algumas características importantes para o funcionamento teórico da mesma. A primeira delas é quese os indivíduos de uma população possuem uma base genética para uma estratégia, qualquer mutante será inibido por pressão seletiva, ou seja, nenhuma nova estratégia terá êxito e não invadirá uma população. Outra característica é que nenhuma outra opção não é a melhor do que ela mesma. Para que uma nova estratégia possa invadir uma população é necessário que a nova estratégia traga mais benefícios do que a estratégia vigente, e quem usa a estratégia antiga terá menos lucro comparativamente à nova; a frequência na população da nova estratégia tem que aumentar a cada geração de indivíduos.

Por exemplo, se numa população todos os indivíduos têm como estratégia a cooperação, cada um deles ganhará 5X de recompensa de um recurso qualquer. Um indivíduo que desenvolva a estratégia egoísta, ao ser confrontado com outro que coopera, sempre irá obter 10X de recompensa enquanto quem cooperou perderá todo o recurso – 0X. É de se esperar que indivíduos egoístas se tornem maioria na população. Nesse caso a estratégia do egoísmo pagará tudo ou nada aos jogadores. Os poucos indivíduos que ainda adotam a estratégia de cooperação quando confrontados a outro cooperante receberão 5X, que é a recompensa maior do que a do egoísta que perdeu o confronto. Assim, a frequência de indivíduos que adotam a estratégia de cooperação volta a aumentar, chegando a uma estabilidade entre estrategistas cooperantes e egoístas – o equilíbrio de Nash. Uma estratégia não consegue fazer desaparecer a outra – estratégia evolutivamente estável.

Várias outras estratégias evolutivamente estáveis expostas a partir desse modelo inicial do dilema do prisioneiro são descritas por Matt Ridley no livro *As origens da virtude. Um estudo biológico da solidariedade*, em 2000.

Capítulo 15

COMPORTAMENTO HUMANO

Vera Silvia Raad Bussab

vsbussab@usp.br

Fernando Leite Ribeiro

fjlribei@usp.br

Emma Otta

emmaotta@usp.br

Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia

Universidade de São Paulo, USP, São Paulo, SP, Brasil

INTRODUÇÃO

O mais inteligente, o mais bonito, o mais sensual, o mais... que bicho é esse?

A curiosidade humana, filha da necessidade e a serviço da sobrevivência, volta-se também para o próprio homem e nele encontra seu objeto mais complexo e perturbador. Ora pó, ora divino, obra-prima da Criação e lobo do próprio homem, extravagância ou cume da evolução biológica, os contrastes de avaliação e percepção revelam apenas uma certeza: a precariedade do auto-retrato. Talvez o poeta grego Píndaro, ao descrever o Homem como a sombra de um sonho, tenha conseguido expressar o que sobra ou o que se atinge ao tentar cumprir o 'conhece-te a ti mesmo'. Ainda que sua evanescente descrição deva permanecer como um advertência sobre a dificuldade ou a impossibilidade do auto-conhecimento, o esforço científico, lento e fragmentado, é uma tentativa razoável de construir um ser humano no qual possamos vislumbrar algumas formas daquela sombra onírica.

Com audácia e humildade, pagando o preço dessas duas atitudes opostas, o exercício paciente e criativo da investigação científica tenta encontrar aquelas formas. Embora uma análise superficial até possa respaldar algumas das crenças antropocêntricas, ao revelar especializações humanas espetaculares tais como a inteligência cultural sem precedentes e a sexualidade exagerada – os "*mais... mais...*" referidos no título - um exame científico mostra que nossas peculiaridades não nos retiram de nossa natureza animal. Cada espécie que se examinar terá suas peculiaridades, tão notáveis quanto as nossas. Não somos a única espécie dotada de aptidões impressionantes. A busca, mediante comparações competitivas, de "superioridades humanas" é um resquício da divinização do homem, um esforço para negar ou limitar nossa condição biológica. O ponto de partida verdadeiramente heurístico para o nosso auto-conhecimento está no reconhecimento de nossa evidente natureza animal.

POR QUE SOMOS COMO SOMOS?

A abordagem etológica pode ser um auxiliar, ao ampliar a perspectiva de compreensão, ao fornecer parâmetros comparativos, ao redimensionar problemas e ao gerar diferentes níveis de análise. As contribuições da abordagem são decorrentes, em última análise, da adoção de uma atitude de investigação que inclui a compreensão da

natureza humana e de suas complexas interdeterminações com o ambiente de desenvolvimento.

Não se trata de separar o que é inato do que é aprendido, nem de trabalhar com modelos de *tabula rasa* que sejam um pouco menos rasos, nos quais a experiência constrói repertórios a partir de uma base genética mais ou menos distante. Trata-se de desvendar um processo que mais parece caber em um modelo de "águas revoltas". Somos o resultado de um processo evolutivo que nos modelou, assim como deu forma a cada um dos outros seres vivos.

Existe na literatura científica sobre a origem do comportamento humano uma antiga e permanente controvérsia a respeito de instinto/aprendizado, inato/aprendido, herdado/adquirido. No decorrer dessa longa história, o pêndulo oscila: ora se concebe o comportamento animal, aí incluído o humano, como um repertório quase só construído empiricamente durante o desenvolvimento; ora se relega esse aprendizado a um papel meramente auxiliar do repertório instintivo. A abordagem que adotamos desfaz essa dicotomia, incluindo o repertório aprendido na noção de adaptação resultante do processo evolutivo. De certa forma poderíamos ser acusados de imperialismo biológico, pois estamos trazendo para a discussão da evolução os padrões culturais humanos que, à primeira vista, são tão arbitrários. E essa aparente arbitrariedade leva muitos estudiosos a desprezar o processo evolutivo como uma forma de entender o comportamento humano. Esta história é realmente pendular. Não faltam exemplos antigos de pensadores que perceberam a insuficiência da abordagem empirista. Na filosofia grega já se encontra a noção de uma natureza humana não totalmente determinada pela experiência.

No nosso modo de ver, quando se levam em conta não apenas a aquisição ou a herança das informações, mas também motivações e emoções, vê-se que essa natureza humana impõe limites ao repertório de ações humanas. A capacidade de aprender não é abstrata nem genérica: há enormes diferenças entre tarefas de dificuldade teoricamente equivalentes; nascemos preparados para aprender com facilidade tarefas cuja dificuldade é muito maior do que outras que só conseguimos aprender com grande esforço. Veja-se, por exemplo, o contraste entre a aprendizagem da linguagem e a da matemática. Nossa capacidade de aprender é fruto da evolução e tem especificidades e facilidades muito bem definidas (Yamamoto & Lopes 2004). Além disso, a aquisição de informações é apenas um fragmento do problema de entender e explicar o comportamento. E quando se incluem outras coisas, tais como freqüências, intensidades e ocasiões de uso das informações, percebe-se, mais e mais, o efeito das predisposições

genéticas. A escolha desta concepção resulta não apenas de sua consistência teórica, mas também de uma crescente base factual em seu favor, apesar da extrema dificuldade de evidenciar relações entre genes e coisas tão complexas como padrões culturais.

Não nos faltam traços característicos. Dentro dos parâmetros dos primatas, nossa lista de peculiaridades inclui traços comportamentais ajustados para um modo de viver dependente da cultura: inclinação para a formação de vínculos afetivos e para uma troca social permanente; formação de pares associada a uma sexualidade exagerada; uso intensivo de instrumentos ligado a uma transmissão cultural constante; infância e velhice prolongadas; propensão natural à linguagem; inclinação natural para deixar-se educar.

Em certo sentido, podemos nos considerar os mais sensuais, os mais brincalhões e os mais agressivos, ainda que outros primatas sejam até bem brincalhões, a agressividade do chimpanzé seja hoje inquestionável, e a nossa supremacia sexual venha sendo empanada por alguns desempenhos, como o dos bonobos. Seja como for, acompanhar o estabelecimento dessas características, através de estudos filogenéticos e ontogenéticos, pode ser tão revelador, e porque não dizer, tão emocionante, como acompanhar um enredo fictício de mistério.

A EVOLUÇÃO CULTURAL: indicadores filogenéticos

Uma chave para a compreensão do conjunto de características humanas parece estar na importância evolutiva da cultura. Assim que nossos ancestrais enveredaram por esse caminho, começaram a ser selecionados os genes facilitadores do comportamento cultural (Bussab & Ribeiro 1998). Quando o homem entrou no caminho da cultura, tudo teve de se ajustar a essa nova condição. Praticamente nenhum aspecto da psicologia humana – características sociais e afetivas, a coesão do grupo, a formação de pares, emoções e afetos, cognição e razão - ficou imune ao processo.

Em outros primatas e ainda em outros grupos animais, existem evidências suficientes de padrões comportamentais que satisfazem qualquer critério razoável de cultura. Muitos grupos animais transmitem conhecimentos, geração após geração. A descoberta feita por Goodall (1991), de uso e fabricação de instrumentos por chimpanzés em ambiente natural, obrigou a uma nova definição do homem e da humanidade. Embora, à primeira vista, o feito desses animais possa parecer muito simples, não há dúvida de que revela capacidades complexas, desde a seleção da matéria prima, até o preparo e a execução da tarefa. O padrão analisado envolve a

escolha de um galho com flexibilidade tal que, depois da retirada das folhas, se transforma numa "vara de pescar", que pode ser colocada dentro de um cupinzeiro ou formigueiro, sem vergar nem quebrar. Retirada na velocidade correta, a vara traz consigo diversos insetos, que podem ser comidos. As observações sucessivas permitiram suposições sobre propagação no grupo e estabelecimento do padrão nos filhotes, por exposição contínua à habilidade dos adultos e em especial à da mãe. Num dos casos relatados, um filhote que perdeu a mãe não desenvolveu o comportamento. Usos não estereotipados de instrumentos não ficam restritos aos grandes antropóides, nossos parentes vivos geneticamente mais próximos. Por exemplo, o emprego espontâneo de martelos e bigornas de pedra, ajustados à quebra de coquinhos, em macacos-pregos, vem sendo sistematicamente estudado entre nós por Ottoni e colaboradores (ver Ottoni & Mannu 2001, 2003, Fragaszy *et al.* 2004). Se a descoberta de Goodall chocou, mas foi aos poucos assimilada por causa da extrema semelhança entre o chimpanzé e o homem, a de Ottoni requer uma nova e maior assimilação, em face da maior distância biológica do macaco prego. Pode-se ir mais longe, apontando-se ainda usos plásticos de instrumentos, como soluções aprendidas individualmente e facilitadas socialmente, nos vertebrados de um modo geral.

A diferença está em que, no caso humano, a transmissão e o desenvolvimento da cultura passaram a ter importância central, e as "culturas", em outros animais, não chegaram a se tornar um crivo fundamental do processo evolutivo. Em torno da tradição de pesca dos chimpanzés não parece ter ocorrido nenhuma pressão seletiva especial. Nem a quebra da prática parece representar ameaça substancial. Eles podem perfeitamente viver sem pescar insetos. Caso oposto pode ser acompanhado no enredo da evolução humana. O homem não pode sobreviver sem seus recursos culturais, sejam eles materiais ou imateriais.

Seguindo a pista que vem dos estudos paleoantropológicos, o primeiro marco cultural notável é o registro de instrumentos de pedra, há cerca de dois e meio milhões de anos, no leste da África, associado a *Homo habilis*. A lasca de pedra, produzida pela técnica designada olduvaiense, ampliava acesso a uma fonte de recurso alimentar. A própria capacidade de lascamento, apesar da singeleza do instrumento, mostrava um avanço na técnica de percussão, que exigia um ângulo específico e uma escolha adequada de material. Tal tecnologia não foi ainda igualada por nenhum outro primata, mesmo em circunstâncias facilitadoras de laboratório (Lewin 1999). Porém, mais do que isso revelava um arranjo social de aproveitamento de carne e coleta de vegetais e

uma transmissão cultural que garantiu a manutenção da técnica por cerca de um milhão de anos. A lasca de pedra pode ser considerada a ponta de um *iceberg* da organização social do hominida ancestral. Análises dos sítios de lascamento mostravam uso continuado do mesmo local, durante anos, sugerindo que se tratava de uma área dedicada ao processamento de carne. Gemas de pedra não modificadas, designadas *manuportes* (Lewin 1999), eram transportadas por longas distâncias para esse local e ali eram lascadas e usadas.

Aparentemente, a tecnologia de lascamento não progrediu durante esse longo período. Isso pode ser visto como estagnação, mas também realça a sua importância. Caso se tratasse de um desenvolvimento espúrio, que apenas acrescentasse algum poder ao grupo que a usasse, essa técnica não teria se conservado por tanto tempo e de modo tão generalizado. É difícil duvidar de seu papel decisivo para a sobrevivência humana. Em torno do uso intensivo e contínuo dessa tecnologia, foram evoluindo as bases do viver cultural, caracterizado pelo modo de vida caçador-coletor, considerado o berço da humanidade por ter acompanhado 90% do processo de evolução hominida. Nessas bases culturais estavam implicadas questões que envolviam a inteligência de um modo complexo.

O crescimento cerebral que se seguiu foi notável. O ser humano tem um cérebro três vezes maior do que seria de esperar para um primata do seu tamanho, considerando-se o quociente de encefalização, que relativiza o tamanho do cérebro em relação ao corpo. O tamanho absoluto não vale; pelo tamanho, as baleias seriam imbatíveis. Os mamíferos têm quocientes de encefalização relativamente grandes, em comparação com répteis e aves; os primatas e os cetáceos destacam-se entre os mamíferos, e dentre os primatas, os hominidas (Lewin 1999). O homem atual apresenta um quociente da ordem de 5,8, contra 2,0 dos chimpanzés. Para *Australopithecus afarensis*, o hominida que viveu entre 4 e 3 milhões de anos atrás, calcula-se um quociente de 2,5, enquanto que para o *Homo ergaster* e para o *H. erectus*, entre 1,8 milhões a 300 mil anos, um quociente de 3,1. Aquela pedra lascada, entendida como um símbolo de todo o uso de instrumentos, não teve apenas um efeito quantitativo sobre o cérebro, fazendo-o crescer. O crescimento em si mesmo já indica uma ampliação da capacidade de processar as complexidades das novas tarefas. Além disso, alterações qualitativas importantes estavam acontecendo. É provável que a nossa lateralidade acentuada tenha surgido neste período. O exame das lascas olduvaienses sugere que os hominidas eram destros e não ambidestros. Esta assimetria de habilidade motora está associada a uma assimetria

funcional dos hemisférios cerebrais, por muitos autores considerada a base da linguagem e decisiva para a nossa competência cognitiva (Frost 1980, Passingham 1982, Toth 1987).

Essas pedras lascadas, cujo valor como indicador de cultura não pode ser subestimado, são o que conseguimos encontrar nas escavações. Não devemos imaginar que elas fossem o único instrumento desses nossos ancestrais. É muito razoável, ainda que não se tenha evidência empírica, que um vasto conjunto de outros instrumentos feitos de material perecível estivesse à disposição dos lascadores de pedra. E, conseqüentemente, é razoável imaginar também que a fabricação e o uso de abrigos, sacolas, armas de madeira ou ossos exigisse complexas regulações das relações entre seus fabricantes. E assim a cultura vai entrando no centro do processo e exercendo pressão seletiva sobre nossos ancestrais.

O VIVER SOCIAL NA ESSÊNCIA DA CULTURA: emoção, afeto e inteligência

E não foi só a razão, aqui entendida como o conjunto de nossas habilidades cognitivas, que sofreu os efeitos da conquista tecnológica. Recentemente, começa-se a achar que o funcionamento da razão não se dá de forma independente da emoção. Onde pensamos encontrar a razão, às vezes há pura emoção; onde suspeitamos haver só emoção, encontramos muita razão.

O inventor da pedra lascada teve antepassados desprovidos de tecnologia, ou pelo menos de uma tecnologia central em suas vidas, porém dotados de um cérebro que já vinha conquistando habilidades para atender a funções sociais. Há, hoje em dia, pelo menos um acordo crescente quanto ao motor propulsor da evolução cerebral: nas mais diversas teorias, tem-se recorrido a explicações que vão além dos motivos ligados à resolução de problemas em sentido mais estrito. Um dos candidatos mais cotados tem sido a inteligência social (por ex., Dunbar 1996, Foley 1996). Por que os primatas em geral parecem ser bem mais inteligentes do que requerem as tarefas concretas de sua vida cotidiana? A resposta parece estar na vida social. Os primatas são reconhecidos como estrategistas sociais consumados, cujo sucesso baseia-se na rede de amizades e alianças, o que exige previsão e manipulação do comportamento do outro (ver, por ex., Aureli & de Waal 2000). O córtex cerebral aumentado das espécies de primatas com interações sociais mais complexas corrobora essa hipótese. Segundo Lewin (1999), uma vez que uma linhagem adote o estilo de aliança social para obter sucesso reprodutivo, surge uma situação de alavanca evolutiva, em que novas pressões atuam no sentido de

aumentar ainda mais essa complexidade. A própria evolução da consciência entraria nesse rol, como um olho interno, ferramenta por excelência do animal social.

Ligações entre razão e emoção têm sido elucidadas de diversas maneiras. A teoria do marcador somático, desenvolvida por Damásio (1994, 2000), ilustra uma dessas demonstrações. Pacientes com determinadas lesões nos lobos pré-frontais apresentaram uma grande perturbação na organização de suas vidas. Exames de laboratório revelaram bom desempenho em testes de inteligência, memória, aprendizado e cálculos aritméticos. Onde estaria a alteração? A primeira peculiaridade observada foi uma espécie de emocionalidade contida que, à primeira vista, não parecia ser um problema. Ao contrário, tal característica costuma ser vista como favorável ao raciocínio. Entretanto, foi ficando claro que a imparcialidade apresentada não se ajustava à dimensão dos acontecimentos. Os pacientes percebiam bem a gravidade dos problemas, mas, estranhamente, pareciam não se dar conta daquilo que percebiam, como se soubessem, mas não sentissem. Não obstante seus bons resultados nos testes, na vida real tinham dificuldades surpreendentes de tomar decisões. Damásio concluiu que a aparente frieza de raciocínio parecia impedir a atribuição de valores e perturbar a tomada de decisão. A partir disso, Damásio fez uma teoria sobre o raciocínio e as decisões, na qual marcadores emocionais atuam como parte essencial do processo. Essa teoria estimula investigações que procurem desvendar esse tipo de enredo da razão humana, ou seja, a ligação entre cognições e emoções, e também a natureza de processos inconscientes.

Ainda estamos tentando entender a nossa própria inteligência e já percebemos que, em vez de uma pura expansão de uma habilidade para cálculos lógicos, ela tem um estilo e um jeito de ser peculiar de nossa espécie.

A EVOLUÇÃO CULTURAL: indicadores ontogenéticos

Marcas da seleção da natureza cultural humana podem ser identificadas com clareza na investigação da ontogênese individual; os estudos do desenvolvimento humano inicial, a partir dos seus primeiros meses e anos, não têm deixado margem para dúvidas. Desde o nascimento apresentamos inclinações para a regulação social, para o referenciamento no outro, para uma intersubjetividade compartilhada e para a formação de ligações afetivas. As crianças nascem “prontas para aprender”, verdadeiras esponjas de assimilação ativa do mundo social e afetivamente referido à sua volta.

O recém-nascido consegue imitar expressões faciais de um adulto à sua frente, na primeira hora de vida (Kugiumutzakis 1998), o que prova que ele é capaz não só de enxergar bem, como também de realizar integrações sensório-motoras até recentemente inesperadas pelas teorias de desenvolvimento vigentes. Demonstrações dessas capacidades de igualação em crianças bem pequenas vêm se acumulando a partir de Meltzoff e Moore (1977, 1998).

No início do século XX, eram muito difundidas as idéias de William James e de Freud acerca da incompetência do bebê humano para o relacionamento com o mundo e com as pessoas. O bebê era visto como um ser auto-centrado e autista, e para ele o mundo era uma confusão atordoante. Essas idéias estão hoje superadas; por exemplo, Seidl de Moura (1999), descrevendo interações entre mães e bebês, verificou que eles têm capacidades pré-adaptadas para iniciar o conhecimento do mundo ao seu redor, têm motivação para detectar contingências e para experimentar calor emocional.

O contato de olhar do recém-nascido parece ser um ponto de partida fundamental. À chegada de um estranho, crianças de dois meses olham para a mãe, anunciando o mecanismo fundamental de busca de segurança em sua figura de apego e busca de referenciamento do mundo nos indivíduos significativos. O conhecimento já nasce social e afetivamente mediado.

Regulações recíprocas peculiares nas interações bebês-adultos, com sincronização dos ritmos interacionais e sensibilidade aos sinais mútuos, vêm sendo desvendadas. O contato de olhar eleva o nível de envolvimento de ambos. O espelhamento de emoções também aumenta o engajamento: os bebês respondem ao espelhamento facial de suas emoções feito pela mãe, o que faz crescer seu envolvimento interacional (Field *et al*. 1982). E quando a mãe pára de responder, os bebês exibem perturbações interacionais (Murray & Trevarthen 1985 Murray 1988, Trevarthen 2003).

O conceito de intersubjetividade (Bräten 1998) refere-se a este tipo de comunhão entre pessoas, através de ligações e ajustamentos entre seus estados e expressões emotivas. Trevarthen (1979, 1998) chamou de "intersubjetividade primária" a capacidade inata dos bebês para o estabelecimento de uma ligação motivada sujeito-sujeito, o que caracteriza um tipo de protoconversação. Para esse autor, essa capacidade comunicativa tem efeitos no desenvolvimento humano. Num contexto interacional desse tipo, com partilha de atenção e compartilhamento emocional, a palavra parece se encaixar como uma luva: não é de estranhar que o papel dessa intersubjetividade venha

sendo reconhecido como crucial para o desenvolvimento da linguagem (Akhtar & Tomasello 1998).

Outros aspectos do desenvolvimento ocorrem nesse mesmo contexto interacional. Na teoria de apego, Bowlby (1969) salientou exatamente o mesmo aspecto: a vinculação afetiva decorre de interações afetuosas e de trocas lúdicas contingentes, e não da satisfação de outras necessidades primárias. Está claro que existe uma predisposição natural para a formação de vinculação afetiva, observável nas motivações e nos repertórios das crianças nas mais diversas culturas: a formação do vínculo, o medo de estranhos e a ansiedade de separação aparecem de modo típico tanto nas famílias nucleares urbanas, quanto nas famílias ampliadas de caçadores-coletores (Eibl-Eibesfeldt 1989). De novo, constata-se uma interdeterminação entre aspectos diversos do desenvolvimento, pois, uma vez estabelecida a base de segurança afetiva, criam-se as condições para a exploração do ambiente físico e social, assim como para a brincadeira. Ao lado dessa, outra interdeterminação a ser examinada diz respeito às ligações entre natureza e cultura.

É difícil imaginar que a cultura fosse possível sem essa sutil e intensa comunicação.

A LINGUAGEM COMO CARACTERÍSTICA BIOLÓGICA

O ser humano é biologicamente lingüístico: nasce com os recursos cognitivos, motivacionais, fisiológicos e anatômicos para entender e usar a linguagem humana que é falada em seu ambiente (Bussab & Ribeiro 1998).

Para começar, os bebês nascem com capacidades especiais para a percepção dos sons da fala. Essa peculiaridade humana merece destaque e compreensão específica, embora nunca seja demais registrar uma precaução anti-antropocêntrica: trata-se apenas de mais um produto da seleção natural de capacidades exuberantes de comunicação no reino animal. Assim como somos pré-preparados para a comunicação verbal, temos limites para a capacidade de detectar formas de comunicação químicas, sonoras, eletromagnéticas e mímicas típicas de outras espécies (por ex., ver Alcock 2001). Existem inúmeras indicações quanto à capacidade lingüística humana natural. É possível demonstrar, mediante procedimentos criativos, por exemplo, que, antes de falar, os bebês já conseguem discriminar os fonemas - unidades básicas de sons significativos numa língua - que os adultos da sua comunidade lingüística discriminam.

De fato, sua discriminação parece mais ampla do que a dos adultos e, por isso, Pinker (1994) diz que eles são foneticistas universais.

Psicólogos ligaram uma chupeta a um gravador. Quando o bebê, de menos de seis meses, sugava a chupeta, o gravador emitia repetidamente os sons *ba ba ba .... ba*. Esses sons fazem o ritmo da sucção ficar rápido; em seguida, ele vai ficando mais lento, indicando uma habituação ao estímulo. Mudando os sons para *pa pa pa ... pa*, o ritmo da sucção volta a acelerar-se, revelando a discriminação da mudança (Eimas *et al*. 1971).

Os bebês nascem equipados para discriminar os sons da fala. Não é ouvindo a fala dos pais que eles adquirem essa discriminação. Bebês com menos de seis meses distinguem fonemas usados em diferentes línguas, até mesmo de línguas muito distantes das que predominam no mundo de hoje. Os adultos não conseguem fazer essas discriminações. Com aproximadamente 10 meses, os bebês deixam de ser foneticistas universais e passam a se comportar como seus pais, discriminando apenas os fonemas da língua falada pelo grupo cultural a que pertencem.

Assim como a base emocional e interacional, indispensável para o desenvolvimento da cultura humana, já estava presente em nossos primatas ancestrais, também a discriminação fonêmica tem precedentes. Testes feitos com chinchilas, gatos e macacos mostraram discriminações finas entre vogais e entre sílabas pronunciadas por seres humanos (Dewson 1964, Burdick & Miller 1975, Kuhl & Miller 1975, Passingham 1982). Por exemplo, macacos do Velho Mundo discriminam [ba] e [ta]. E essa discriminação resistiu a um teste em que o locutor era ora homem e ora mulher (Sinnott *et al*. 1976).

Contudo, tais discriminações feitas por animais estão muito aquém das capacidades humanas especiais ligadas à linguagem, que vão desde a seleção de um aparelho fonador eficiente até a de uma gramática universal.

Investigando a capacidade lingüística de outros primatas, psicólogos criaram filhotes de chimpanzés em condições estimuladoras, procurando simular as condições de criação de uma criança humana (Hayes & Hayes 1952). Apesar do intenso esforço, os resultados foram frustrantes. Ouvintes generosos conseguiram, no máximo, ouvir a fêmea Viki falando *papa, mama* e *cup*. Esse estudo, exigindo o uso do aparelho fonador do chimpanzé, dificultou o reconhecimento de uma certa capacidade nesse primata.

No ser humano, a laringe está numa posição baixa no trato vocal. O som produzido é modificado pela faringe e pela boca que, através de alterações de forma,

permitem a articulação de diferentes sons. A laringe do chimpanzé, assim como de um bebê nos primeiros meses de vida, está numa posição elevada, o que limita a possibilidade de articulação (Lieberman 1975, 1984).

Outros projetos que usaram a Linguagem de Sinais de Surdos com chimpanzés foram mais bem sucedidos. Com 51 meses de idade, Washoe, que começou a ser treinada com 11 meses, tinha um vocabulário de 132 sinais (Gardner & Gardner 1975). Ainda assim, pode-se dizer que esse desenvolvimento exigiu uma verdadeira operação de guerra, com treinamento intenso e constante, de um lado, e com uma aprendiz tremendamente entediada, do outro. É gritante o contraste entre esse esforço e a facilidade da criança humana, que aprende a falar sem atitude didática por parte dos adultos e mesmo em ambientes lingüísticos bastante adversos.

A predisposição natural para o desenvolvimento da linguagem humana pode ser evidenciada pelas demonstrações de aquisição em condições prejudicadas, como no caso de pais surdos ou em casas onde a televisão é a principal fonte de estimulação. Lenneberg (1969) comparou bebês de 10 dias a três meses de idade, filhos de pais surdos e de pais com audição normal. Os filhos de pais surdos emitiram vários tipos de sons com a mesma freqüência daqueles de pais normais, o que levou Lenneberg a concluir que o desenvolvimento inicial dos sons da fala parece relativamente independente da qualidade e da quantidade do ambiente lingüístico. Crianças com retardo mental, criadas em instituições, muitas vezes passam o dia inteiro tendo a televisão como principal fonte de estimulação. Apesar disso, algumas crianças dominam a linguagem de modo surpreendente (Lenneberg 1969).

As culturas variam quanto à importância atribuída ao "falar com bebês" para o desenvolvimento da linguagem. No entanto, é bem possível que as crianças aprendam a falar na mesma velocidade em todas as culturas, independentemente do esforço didático dos adultos. Não se quer dizer que diferentes graus de estimulação sejam totalmente desprovidos de efeito, mas sim que a criança, um aprendiz natural, tende a apresentar um domínio que não seria previsto por uma concepção ambientalista extrema. Haggan (2002) ressalva que é preciso verificar se o comportamento verbal dos adultos diante das crianças corresponde, na prática, às suas idéias de como se deve falar. Numa pesquisa feita numa cultura árabe contemporânea – os Kuwaiti – observou-se que os adultos que declaravam que não simplificavam sua linguagem ao falar com crianças, na realidade faziam algumas simplificações ao falar com crianças de 2 a 3 anos, como repetições, uso de sentenças mais curtas e de fragmentos de sentenças.

Exercícios repetitivos com gramática simplificada podem ser proporcionados pelos adultos, como por exemplo, na seqüência: "Olhe o *cachorrinho*! Está vendo o *cachorrinho*? Aquilo é um *cachorrinho*!". Seriam essenciais, segundo algumas culturas (por ex., classe média americana), para que a criancinha indefesa não ficasse para trás na corrida da vida. Pinker (1994) ridiculariza o procedimento, comparando-o à compra de luvinhas que tenham um alvo desenhado para os bebês encontrarem as mãos mais rapidamente.

Na cultura !Kung, os pais acham que precisam treinar as crianças a sentar, ficar em pé e andar, mas não falam com elas antes que tenham adquirido o domínio da linguagem, a não ser para pedidos e repreensões ocasionais (Pinker 1994). Portanto, essas crianças aprendem na ausência total de atitude didática por parte dos pais.

Acumulam-se, desse modo, evidências da seleção natural de predisposições para o desenvolvimento da linguagem. O papel dos fatores genéticos também fica evidente nos estudos de herança de distúrbios de linguagem.

O estudo de uma família que apresentava diversos casos de Transtorno Específico de Linguagem (TEL), feito por lingüistas e geneticistas, sugeriu herança do problema, por controle de um único gene dominante, como as flores cor-de-rosa das ervilhas de Mendel (Pinker 1994). No Transtorno Específico de Linguagem encontra-se um distúrbio da linguagem, na ausência de desordens cognitivas, perceptuais ou sociais. A fala é lenta, são evitadas as situações em que é preciso falar e uma conversa normal é um trabalho mental extenuante. Os erros gramaticais são freqüentes, com uso incorreto de pronomes e de sufixos. Por exemplo: *Carol está chora na igreja*; *Ela lembrou de quando ela se machuca outro dia*. Essas pessoas têm dificuldade em provas realizadas facilmente por crianças de quatro anos. Por exemplo: mostra-se um desenho de uma criatura semelhante a um pássaro, dizendo que é um WUG. Em seguida, mostra-se um desenho com duas criaturas, dizendo "Agora são dois; são dois _____". Uma criança de quatro anos responde WUGS, mas o adulto com TEL não consegue responder.

Na família estudada, a avó era portadora do TEL; uma de suas filhas era normal e quatro filhos eram portadores do TEL. A filha normal teve filhos também normais. Os quatro portadores tiveram 23 filhos, 11 portadores e 12 normais. Se a causa fosse ambiental, associada à escuta dos erros da fala de um genitor ou irmão deficiente, por que a síndrome afetaria alguns membros da família poupando outros, até mesmo um gêmeo fraterno, num dos casos?

Estudos comparativos do desenvolvimento da linguagem em gêmeos também têm contribuído para a compreensão dos efeitos de fatores genéticos. A história de desenvolvimento dos gêmeos idênticos tende a ser mais sincrônica do que a de gêmeos fraternos, quanto ao início da fala, ao aparecimento das primeiras palavras, à reunião de palavras em expressões e à diminuição dos erros gramaticais. Quanto ao início da fala, constatou-se atraso igual em 65% de gêmeos idênticos versus 35% de gêmeos fraternos. Quanto ao desenvolvimento da fala, constatou-se história equivalente em 90% de gêmeos idênticos versus 35% de gêmeos fraternos (Lenneberg 1967, 1969). Há consenso geral entre os pesquisadores que essas divergências não podem ser simplesmente explicadas por imitação ou tratamento diferencial pelos pais. Essa maior semelhança entre os gêmeos idênticos também ocorre em outros aspectos do desenvolvimento, tais como menarca, mudança de voz, ritmo de crescimento e desempenho motor (por ex., em Holden 1980).

Segundo Chomski (1972), proponente da teoria da linguagem como instinto, as crianças vêm ao mundo dotadas de uma Gramática Universal, um plano comum às gramáticas de todas as línguas, que orienta a extração de padrões sintáticos da fala. A linguagem falada é muito variável, mas, subjacente à diversidade, há mecanismos mentais universais.

A pauta de problemas da linguagem humana não se restringe à origem ontogenética. Se estamos apenas começando a entender os papéis da herança genética e do ambiente lingüístico na aquisição da linguagem, também engatinhamos a respeito de sua função. As perguntas “por que falamos?” e “por que falamos tanto?” parecem mais difíceis hoje do que há algumas décadas. Se muitos autores examinam essas duas perguntas no plano pragmático e cognitivo, outros realçam seus pontos mais sociais, emocionais e sexuais.

As considerações feitas por Dunbar (1996) ilustram o destaque de aspectos sócio-emocionais. Esse autor chama a atenção para um aspecto fundamental dos chimpanzés, que também parece constituir uma das bases do comportamento social humano: o intenso interesse e curiosidade que demonstram em relação uns aos outros, estando permanentemente atentos a quem está fazendo o que, onde e com quem. No chimpanzé, a observação do comportamento alheio está longe de ser desinteressada, mas envolve um permanente fundo emocional que vai desde mera curiosidade até cobiça, ciúme, medo, desconfiança, prepotência, submissão, cautela, alegria, prazer e expectativa de ajuda. O interesse pelo que os outros estão fazendo baliza um constante

ajustamento do comportamento e implica complexos processos mentais, que envolvem a previsão da reação dos parceiros ao comportamento do sujeito, a capacidade de identificação com o outro e a memória de relações passadas.

Nisso, eles são extremamente semelhantes a nós. Há, porém, uma diferença notável: para os chimpanzés, assim como para muitos outros primatas, a organização social aparece refletida numa corrente de contatos físicos concretizada pela catação (*grooming*) recíproca. A catação percorre a rede de relações sociais, constituindo-a e refletindo-a. Aliás, Dunbar (1996) começa seu livro com uma descrição detalhada de ter sido, ele mesmo, alvo de uma sessão de catação por parte de um babuíno, associada a um intenso prazer corporal tranqüilizador. Diz ele: "Ser objeto de uma sessão de catação nas mãos de um macaco é experimentar emoções primordiais… começa-se a relaxar, submetendo-se com prazer ao vai e vem das ondas de sinais neurais que percorrem seu caminho da periferia do corpo até o cérebro, dedilhando sinais para a mente consciente e atingindo algum lugar do centro profundo do ser" (p. 1). Através de descrições feitas por Bastide sobre a vida no Brasil colonial, Queiroz e Otta (1999) referiram reações semelhantes a essas, no hábito de as senhoras do engenho deixarem-se agradar pelos cafunés das mucamas: "… recolhidas ao interior dos aposentos, deitam-se no colo da mucama favorita, entregando-lhe a cabeça… Vencidas pelo fluido que se espalha em todo o seu corpo, algumas sucumbem à deliciosa sensação e desfalecem de prazer sobre os joelhos da mucama" (p. 27). Considerado o padrão de catação dos primatas, e apesar do efeito que parecem produzir, trocas de contato desse tipo ocorrem de modo muito mais restrito entre nós.

Entretanto, para Dunbar (1996), a conversa humana funciona como catação. Ou seja, cumpre a função de constituir e reforçar a rede social de alianças. O assunto humano predileto também é, segundo esse autor, indicativo da importância social da linguagem. Nas pesquisas que realizou com seus alunos sobre o que acontece nas reuniões sociais em bares, restaurantes, festas e inclusive reuniões de universidades, chegou à conclusão que mais de dois terços das conversas são dedicados à discussão de sentimentos pessoais e ao "quem está fazendo o que com quem". Soma-se a isso o fato de que a grande maioria das produções culturais escritas e os programas de rádio e televisão (e certamente os de maior público) estão voltados para a vida dos outros, sejam personagens reais ou fictícios. A sede das pessoas pelos detalhes da vida particular dos outros é insaciável. Seja como for, ainda que esta análise não esgote a

funcionalidade da linguagem e da inteligência, nem os mistérios da evolução humana, ela parece abrir uma janela para aspectos essenciais da nossa natureza.

Pode-se continuar nesta linha de abertura de possibilidades com as considerações feitas por Miller (2000) sobre a evolução da linguagem. Esse autor dá como secundária a utilidade da linguagem para a sobrevivência, em sentido estrito, e acredita que a linguagem humana é um ornamento sexual, um instrumento de sedução, tanto quanto a cauda do pavão. Foi o sucesso sexual dos mais inteligentes e hábeis no uso da linguagem que promoveu seu desenvolvimento durante a evolução, muito mais do que resolver o problema das pedras lascadas, da captura de presas e da busca de alimentos.

PARA QUE UMA SEXUALIDADE TÃO EXAGERADA?

A eficiência reprodutiva do *Homo sapiens* é muito baixa em comparação com seu investimento de tempo e energia em sexo. Centenas de cópulas resultam em dois a três filhos durante a vida da maioria das pessoas hoje. Mesmo considerando os raros casos de mais de dez filhos, a eficiência reprodutiva continua sendo baixa em comparação com outras espécies. Diferentemente das mulheres, cuja eficiência reprodutiva não aumenta pelo fato de se relacionarem com mais de um parceiro, os homens podem aumentar consideravelmente sua prole por meio da poligamia. Numa comunidade mórmon do século XIX, homens com uma esposa tinham em média sete filhos, enquanto aqueles com duas ou três esposas tinham 16 a 20 filhos e os líderes da igreja mórmon com cinco esposas chegavam a ter 25 filhos (Diamond 1997).

Mesmo que a razão coito: filho fique abaixo da estimativa de 1000:1 feita por van den Berghe (1979), não chega a impressionar quanto à eficiência reprodutiva. Há espécies, como a formiga *Atta sexdens*, que acasalam apenas um dia na vida, produzindo milhões de descendentes. Espermatozóides são guardados na espermateca e usados durante duas ou três décadas.

Na maioria dos mamíferos e aves o sexo não é uma atividade contínua; está sujeito a variações cíclicas e sazonais. Em muitos casos, a receptividade feminina é nula fora do período fértil. A receptividade é sinalizada através de feromônios, alterações físicas e comportamentais. Macacos resos e chimpanzés, por exemplo, apresentam inchaço conspícuo da região perivaginal, que é tão acentuado a ponto de já ter sido confundido com doença e de ter levado um diretor de zoológico a retirar fêmeas da visitação pública. Durante a estação de acasalamento, a freqüência de conflitos costuma

aumentar entre os primatas não-humanos (Nagel & Kummer, 1974; Passingham, 1982). Por exemplo, em Cayo Santiago, a freqüência de macacos resos feridos e mortos em brigas é maior na estação de acasalamento do que em outros períodos (Wilson & Boelkins 1970).

A fêmea humana diferencia-se das outras fêmeas de mamíferos pela perda da periodicidade estral e pela disponibilidade sexual contínua, incluindo a gravidez e o período pós-menopausa. A ovulação ficou silenciosa durante a evolução humana, em vez de ser sinalizada como entre os primatas não-humanos. Não sabendo quando a fêmea está fértil, o macho precisa copular regularmente com ela para gerar um filho (Fisher 1982, 1992).

Os seios conspícuos das fêmeas humanas evoluíram, segundo Smith (1984), no contexto de retirada de informação sobre o estado reprodutivo. Nas fêmeas dos primatas não-humanos, as mamas só ficam ligeiramente aumentadas durante a gestação, preparando-se para a amamentação. Na fêmea humana, seios conspícuos aparecem na puberdade e permanecem aumentados daí em diante. Morris (1967) interpreta os seios como resultantes de um processo de auto-mímica corporal. Levantou essa hipótese por comparação com os babuínos gelada que, diferentemente de outros Macacos do Velho Mundo, passam grande parte do tempo sentados em posição vertical. As fêmeas apresentam no peito uma mancha com coloração vermelha, cercada por papilas brancas, que é muito semelhante à região em torno dos genitais e que acompanha as alterações que ocorrem durante o ciclo estral. A região, que fica intumescida e especialmente colorida durante o estro, funciona como uma sinalização frontal, cumprindo o papel da sinalização genital que se oculta quando ela se senta. Nas fêmeas humanas, os seios evoluíram, segundo a hipótese da auto-mímica corporal, como imitação das nádegas. Não há indícios de que a forma típica do seio humano tenha evoluído sob a pressão seletiva de aumento de eficiência da amamentação dos bebês. Do ponto de vista da amamentação, mamas discretas como as das primatas não-humanas ofereceriam menos dificuldade para o bebê humano. É mais plausível interpretá-las como sinal sexual. Em vez de "ser silenciosa", a fêmea humana poderia sinalizar estro contínuo. Ao comunicar fertilidade permanente, a fêmea está ocultando seu período estéril.

Uma interpretação para a substituição dos sinais de estro por sinais permanentes de receptividade é o fortalecimento do vínculo com o macho, aumentando seu investimento (alimento, proteção) na prole. Na espécie humana, o investimento parental masculino é maior que entre os primatas não-humanos em geral. Uma exceção é o

sagüi, um pequeno primata do Novo Mundo, em que há nascimento de gêmeos e a fêmea apresenta estro pós-parto. A sobrecarga representada pelo cuidado de dois filhotes grandes, proporcionalmente ao tamanho da fêmea, com peso correspondente a 25% do peso da mãe (Leutenegger 1973), somada a uma nova gestação 5 a 17 dias após o parto (Hearn 1978), obrigou o macho a compartilhar tarefas e assim garantir a sobrevivência da prole (Yamamoto & Sousa 1998).

Embora a ovulação não seja sinalizada na espécie humana e a receptividade sexual da mulher possa ser contínua, há alterações do desejo sexual ao longo do ciclo menstrual. Na ovulação, o desejo é maior do que em outros períodos do ciclo (Stanislaw & Rice 1988). Num estudo feito em bares para solteiros, um dos pesquisadores fazia observações dentro do bar e outro fotografava as mulheres quando saiam e as entrevistava, para verificar em que momento do ciclo menstrual se encontravam. As mulheres que estavam ovulando usavam roupas mais justas e curtas e eram mais freqüentemente tocadas pelos homens dentro do bar em comparação com as que não estavam ovulando (Grammer 1996). Há indicações de que no período de ovulação o rosto fica mais avermelhado na região das bochechas e de que a razão cintura: quadril diminui. Apesar dessas pistas, no entanto, Buss (1999) conclui que ainda não foram realizados estudos conclusivos mostrando que homens são capazes de detectar a ovulação das mulheres. Mesmo que exista alguma capacidade de detecção da fertilidade por parte do homem, a sinalização de receptividade permanente é indiscutível e sua função vai além da fecundação, provavelmente fortalecendo a união do par em torno do investimento parental.

As características do bebê humano ajudam a esclarecer a necessidade de aumento de investimento paterno (Rodrigues 1998). Ele nasce imaturo em comparação com os filhotes dos primatas não-humanos. O cérebro humano ao nascer tem apenas 23% do seu tamanho final, enquanto o do resos 65% e o do chimpanzé, 40% (Gould 1977). Enquanto o cérebro do chimpanzé atinge 70% do seu tamanho final no primeiro ano de vida, o humano não chega a isso antes do final do terceiro ano. Em comparação com os demais primatas, nosso desenvolvimento é lento. No entanto, a gestação é apenas alguns dias mais longa que a dos chimpanzés. A gestação não desacelerou tanto quanto o resto do desenvolvimento. Gould (1977) estima que os bebês humanos deveriam nascer com 16 a 21 meses de gestação, se a duração da gestação tivesse desacelerado tanto quanto o resto do nosso crescimento. Um jogo de pressões seletivas deve ter atuado na nossa evolução: de um lado, o cérebro cresceu durante a evolução

humana; de outro lado, o canal pélvico estreitou em razão do bipedalismo. A solução foi o encurtamento da gestação para permitir a passagem dos bebês. Por essa razão cérebro dos bebês tem apenas ¼ do tamanho final. São filhotes muito imaturos. E essa fragilidade é reveladora da necessidade de um investimento parental aumentado.

As diferenças físicas entre machos e fêmeas têm relação com a competição sexual. Acentuado dimorfismo sexual de tamanho é sugestivo de competição entre machos pelo acesso às fêmeas e está associado a sucesso reprodutivo (Alexander *et al*. 1979). Em algumas espécies, o macho é muito maior que a fêmea; os leões marinhos, por exemplo, chegam a ser 60% mais compridos que suas fêmea (Alcock 2001). Quanto maior a razão comprimento do corpo do macho: comprimento do corpo da fêmea, maior o tamanho do harém de um leão marinho. Os machos maiores chegam a monopolizar até 100 fêmeas. Na espécie humana é pequeno o dimorfismo sexual de tamanho.

A ausência de marcante dimorfismo sexual em tamanho, somada à ovulação silenciosa da fêmea associada a sinais contínuos de fertilidade e à imaturidade do bebê humano sugere que a sexualidade humana manifesta-se no contexto de uma vinculação de par mais próxima do estilo dos sagüis do que dos leões marinhos.

Além do baixo dimorfismo sexual em tamanho, da ordem de 7% (Crawford 1998), constatamos que os machos humanos são desprovidos de armas naturais poderosas. Espécies animais em que os machos competem entre si pelo acesso às fêmeas, além de apresentar acentuado dimorfismo sexual quanto ao tamanho físico, têm armas naturais poderosas nas quais há considerável investimento energético. Os alces, por exemplo, exibem uma galhada vistosa e energeticamente custosa, que é trocada anualmente. No alce irlandês, hoje extinto, a galhada chegava a ter 3,65 metros de ponta a ponta e 41 quilos, o que segundo Gould (1977) parece representar um investimento militar superior ao dos Estados Unidos. É interessante notar que as pontas da galhada estão voltadas para trás, indicando tratar-se mais de uma arma para ostentação do que para ferir de fato o oponente.

Embora, na espécie humana, o dimorfismo sexual não seja acentuado e os machos não possuam armas naturais poderosas, o tamanho físico é importante, assim como exibições de força. Nas empresas, constatou-se que homens mais altos recebem salários maiores que homens de menor estatura, mesmo que a diferença não tenha nada a ver com o trabalho (Hensley & Cooper 1987, Frieze *et al*. 1990). Não estamos falando de jogadores de basquete e sim de executivos e funcionários administrativos. Sugestivamente, não apareceu nos estudos nenhuma relação entre a altura e o salário das

mulheres. A altura do homem também é um critério na seleção de parceiros por mulheres (Lynn & Shurgot 1984, Jackson & Ervin 1991), inclusive na escolha das características de doadores potenciais de esperma (Scheib *et al*. 1997).

Ombros largos são valorizados no homem e o formato do corpo masculino considerado mais atraente é o formato em V, com quadris mais estreitos que os ombros. Esse atributo é exagerado nas representações artísticas, como em representações de Apolo e Dionísio (Eibl-Eibesfeldt 1970). Em várias culturas, os ombros são enfatizados através de roupas ou adornos (Eibl-Eibesfeldt 1989). Músculos peitorais desenvolvidos são também valorizados, levando Etcoff (1999, pp. 206-207) a comentar:

> "Os músculos peitorais são os chifres do macho humano, suas armas de guerra. Talvez os homens não cacem nem combatam com armas de arremesso, mas um peito largo ainda repercute a capacidade de sobrevivência. (...) Muitos homens se consideram abaixo do peso. Mas não querem ficar mais gordos, querem ganhar massa muscular".

Alguns homens desenvolvem uma obsessão doentia por músculos. Assim como mulheres com anorexia nervosa têm uma imagem corporal distorcida, e embora possam correr risco de vida, não conseguem ver como estão magras (Garner 1993, Papalia & Olds 1998), homens com dismorfia muscular não conseguem ver como são grandes e musculosos seus corpos, achando-se sempre fracos e pequenos (Pope *et al.* 1997).

Enquanto mulheres com bulimia fazem uso de laxantes e diuréticos para neutralizar excessos alimentares, homens com dismorfia muscular fazem uso de anabolizantes, que estimulam o desenvolvimento muscular. Há casos de hospitalização de rapazes com problemas hepáticos graves em decorrência do uso de anabolizantes, assim como de garotas com perda extrema de peso e irritação gástrica. A Etologia e a Psicologia Evolutiva dão um referencial teórico em que a patologia pode ser mais bem contextualizada. A valorização da aparência em sociedades industrializadas ricas vem ao encontro de traços psicológicos que foram moldados durante milhares de anos de evolução. Como lembra Morris (1967), só podemos adquirir uma compreensão objetiva e equilibrada da nossa existência se lançarmos um olhar sobre as nossas origens e estudarmos os aspectos biológicos do comportamento atual da nossa espécie. Apesar de suas enormes conquistas no plano tecnológico, o *Homo sapiens* ainda não conseguiu resolver problemas humanos básicos. O reconhecimento da natureza primata, com

freqüência ignorada pela psicologia, pode ser um importante passo na busca de solução para esses problemas. Um passo importante, porém difícil, porque estamos longe de um conhecimento pleno de nossa natureza primata, e também de conhecer o ambiente cultural dentro do qual evoluímos. Desse modo, esse reconhecimento requer uma compreensão mais profunda do comportamento dos primatas, mas não apenas isso. Como a cultura, em algum ponto da nossa evolução, tornou-se uma característica preponderante do ser humano, o reconhecimento de nossa natureza primata requer também o entendimento de culturas de pequenos grupos humanos com modo de vida de caça e coleta. Por exemplo, no pouco que resta de culturas humanas primitivas, o dimorfismo sexual é acentuado por um conjunto de recursos, tais como, corte de cabelo, adereços, pinturas do corpo e divisão de trabalho. Em tese, a cultura humana poderia muito bem reduzir ainda mais o dimorfismo. O que se vê, no entanto, é sua acentuação, como se não bastassem as diferenças naturais. Pelo que vimos acima acerca da relação entre dimorfismo e competitividade masculina, essa acentuação cultural poderia levar à idéia de que a cultura acentua a disputa entre os homens pelas mulheres. Contudo, isso não é necessariamente assim. A acentuação do dimorfismo pode ter outras origens, e não ter relação com a competição entre machos. É preciso evitar raciocínios simplificadores nos quais haja relações quase automáticas entre conceitos.

Voltando ao nosso exame comparativo de características físicas para inferir predisposições comportamentais, constatamos que o macho humano destaca-se entre os primatas não-humanos mais próximos por seu longo pênis: 7-10 cm quando flácido e 9,5-24 cm (sendo 12-18 cm a faixa mais freqüente), quando ereto, segundo dados do *Kinsey Institute for Sex Research* (Etcoff 1999). Sparling (1997) fez um levantamento com mil homens de 20 a 69 anos e encontrou valores ligeiramente mais baixos. Quarenta por cento desses homens tinham pênis ereto entre 11-14,5 cm. Embora a variação individual seja considerável e possa haver alguma divergência de uma pesquisa para outra, a supremacia humana é notável entre os primatas. O pênis de um gorila de 220 kg alcança pouco mais de 2,5 cm quando ereto. Um pênis longo pode permitir aos espermatozóides chegar mais perto do óvulo, por avançar mais no trato reprodutivo feminino, em comparação com um pênis pequeno. É possível também que o grande pênis humano tenha sido selecionado pelo gosto da fêmea (Etcoff 1999). Embora já tenham pênis longos em comparação com os dos outros primatas não-humanos, o tamanho dessa parte do corpo é uma preocupação para os homens, levando Woody Allen a brincar:

> "Trabalhei com Freud em Viena (...) rompemos por causa do conceito de inveja do pênis. Freud achava que devia se restringir à mulher" (em Etcoff, 1999, p. 196).

Alguns homens chegam a recorrer a um procedimento cirúrgico para aumentar o pênis, que envolve o corte de dois ligamentos que o prendem ao púbis, exteriorizando uma região que normalmente fica oculta dentro do corpo. Com esse procedimento, o pênis pode ganhar algo como 2cm de comprimento, embora o ângulo de ereção fique prejudicado (Stubbs 1997).

Embora o pênis humano se destaque pelo seu tamanho, outras espécies de animais (Eberardt 1985, Etcoff 1999, Lloyd 1979) têm genitália masculina mais elaborada e complexa do que seria necessário para um mero depósito de esperma. Em insetos, a genitália masculina constitui freqüentemente um critério fidedigno de identificação da espécie. É interessante notar que, nas espécies de insetos em que as fêmeas acasalam com vários machos, as genitálias masculinas são mais variadas em comparação com aquelas em que a fêmea acasala só uma vez (Arnqvist 1998).

Quanto ao tamanho dos testículos, é o chimpanzé que se destaca por possuir os maiores (0,27% do peso corporal) e o gorila, os menores (0,01% do peso corporal). O macho *Homo sapiens* possui testículos com dimensões intermediárias (0,08% do peso corporal) (Buss 1999, Short 1979). O que isso significa? Em lugar de competir pelo acesso às fêmeas, os chimpanzés travam entre si uma intensa guerra de esperma. Eles vivem em grupos de muitos machos, nos quais não há monopólio de acesso às fêmeas. Já os gorilas têm um sistema de acasalamento diferente, em que um macho monopoliza várias fêmeas. Nesse sistema, é baixa a probabilidade de uma fêmea fértil receber ejaculação de mais de um macho (Alcock 2001). A posição intermediária de *H. sapiens* é interpretada por Smith (1984) como indicação de que os homens podem ter enfrentado, durante a evolução, uma probabilidade moderada de as parceiras copularem pouco antes ou pouco depois de estar com seu companheiro. Um contexto desse tipo premiaria os homens capazes de ejacular uma quantidade maior de esperma mais perto do óvulo.

Quando há espermatozóides de dois ou mais homens no corpo de uma mulher, trava-se entre eles uma competição pela fertilização do óvulo. Baker (1996) refere-se a essa competição como uma verdadeira guerra de esperma entre dois ou mais exércitos e

estima que aproximadamente 4% das pessoas sejam concebidas no contexto dessa guerra. Wrangham (1993) estimou que, para cada parto, uma fêmea de gorila teve apenas um parceiro, uma fêmea humana 1,1 parceiros, uma fêmea de chimpanzé, 13, e uma fêmea de bonobo, 9. Na guerra de espermas, os espermatozóides especializaram-se para o desempenho de diferentes funções, podendo-se distinguir espermatozóides fertilizadores, bloqueadores e assassinos, na proporção 1 : 100 : 500. Os *fertilizadores* possuem uma cabeça onde se localiza o DNA que será levado ao óvulo e uma cauda longa e fina. Os *bloqueadores* têm a cabeça maior e às vezes têm duas ou três cabeças e a cauda enrolada; são lentos e ficam alojados no muco cervical. Em lugar de DNA, os *assassinos* transportam um fluído na cabeça, com o qual atacam espermatozóides rivais.

Há considerável variação no volume dos testículos humanos. Baker (1997) encontrou variação entre 7 e 52cm^3, a partir de mensurações feitas do testículo esquerdo. Quanto maior o testículo, maior a produção de esperma. Na sua amostra, os homens que se engajaram em cópulas extra-par tinham testículos significativamente maiores, com média de 38cm^3, em comparação com aqueles que apenas se engajaram em cópulas intra-par, média de 25cm^3.

Foi feita uma pesquisa com 35 casais que concordaram em fornecer preservativos usados, para medida da ejaculação, após tempos variados de separação (Baker & Bellis 1995). Quando o casal passou 100% do tempo junto, a ejaculação foi de 389 milhões de espermatozóides em média, mas quando passou 5% do tempo junto, foi de 712 milhões. Portanto, o período de ausência da mulher provocou um aumento da quantidade de esperma. Entretanto, segundo os autores, a quantidade de esperma não depende do tempo desde a última ejaculação. Mesmo que o homem tivesse se masturbado até atingir o orgasmo durante o tempo em que estava longe da mulher, ao voltar, ainda ejaculava uma quantidade de esperma correspondente ao tempo de afastamento. Esse resultado, se corroborado por novas observações, pode ser interpretado como uma defesa contra a infidelidade.

O ciúme sexual pode ser interpretado como um mecanismo psicológico que evoluiu nos homens contrapondo-se aos custos da traição (Daly *et al*. 1982, Buss 1999). Tendo em vista o desenvolvimento longo da criança, os custos do investimento no filho de outro homem são inaceitáveis. Entre os gregos, como em tantas outras culturas, era bem mais fácil uma mulher tolerar um marido infiel, do que ter sua infidelidade tolerada por ele. O marido traído era chamado *keratas*, o pior insulto para um homem, que tem o significado de fraqueza, inadequação e falta de masculinidade (Saafilios-Rothschild

1969). Wilson e Daly (1993, 1996) levantam a hipótese de que ameaças e violência são estratégias masculinas para limitar a autonomia da parceira e diminuir o risco de traição.

DETERMINAÇÃO GENÉTICA DO COMPORTAMENTO

Passamos até aqui por uma variedade de assuntos, tais como a formação de vínculos afetivos iniciais, a sexualidade e o desenvolvimento da linguagem. Discutimos, por evidências filogenéticas, ontogenéticas e comparativas a natureza dessas características humanas. Falamos, em última análise, da evolução natural, da determinação genética e de suas intrincadas relações com efeitos do ambiente. Neste tópico, vamos discutir dados provenientes do estudo de gêmeos, que permitem uma compreensão mais direta dos efeitos da determinação genética no comportamento.

A comparação de gêmeos idênticos com gêmeos fraternos, criados juntos ou em separado, delineia, em ambiente natural, os controles experimentais necessários para o estudo de efeitos do ambiente e da genética sobre a fisiologia e o comportamento: nos casos de mesma genética e de ambientes diferentes, as semelhanças comportamentais devem ser atribuídas a fatores genéticos (Hinde 1970).

Estratégias metodológicas apropriadas permitem avaliações do efeito da herança e correções dos efeitos ambientais. As diferenças entre as correlações de gêmeos idênticos criados juntos e as correlações de gêmeos idênticos criados em separado apontam a magnitude da influência genética, bem como a do ambiente, para cada traço psicológico investigado (Bouchard 1997).

A probabilidade de gêmeos monozigóticos serem obesos é duas vezes maior que a de gêmeos dizigóticos (Stunkard *et al*. 1990). Os monozigóticos também são mais concordantes quanto a problemas de saúde como hipertensão, doença cardíaca, epilepsia (Plomin *et al*. 1994) e acidentes vasculares cerebrais (Brass *et al*. 1990).

Os resultados dos estudos de gêmeos dão uma demonstração inequívoca do efeito da genética sobre o comportamento. A pesquisa, que ficou conhecida como o Estudo de Minnesota de gêmeos criados em separado (*Minnesota Study of Twins Reared Apart* - MISTRA), fornece diversos exemplos ilustrativos. Bouchard (1997) reanalisou os dados da aplicação de um teste vocacional: a medida de correlação dos gêmeos idênticos criados em separado é da ordem de 0,50, enquanto a correlação nos gêmeos dizigóticos também separados é da ordem de 0,07. Considerando-se os dizigóticos como grupo controle, é possível dizer que a diferença entre os grupos, da ordem de 0,43, é determinada por efeito genético. Diferenças dessa mesma magnitude são encontradas

para traços de personalidade, como extroversão e medidas de psicopatologia, entre muitas outras (Ridley 2003).

Os gêmeos monozigóticos são mais semelhantes entre si em características de temperamento: choro, irritabilidade, medo, impulsividade, sorriso e sociabilidade (Goldsmith & Campos 1982, Newcombe 1996). A concordância entre monozigóticos (MZ) para autismo é da ordem de 96%, enquanto para os dizigóticos (DZ) é de 23% (Ritvo *et al.* 1985); para transtorno bipolar a concordância é de 67% (MZ) *versus* 16% (DZ) e para esquizofrenia é de 50% (MZ) *versus* 10% (DZ) (Rosenthal, 1970; Kessler, 1980; O'Rourke *et al*. 1982). Os gêmeos monozigóticos são mais parecidos quanto à inteligência: a correlação é de 0,86 contra 0,62 dos dizigóticos; a correlação é de 0,72 para monozigóticos criados separadamente (Newcombe 1996).

Dados sobre o desenvolvimento de quociente de inteligência (QI) se prestam à problematização das questões de desenvolvimento. As semelhanças de QI entre os gêmeos idênticos criados à parte não podem ser explicadas por idade de separação, quantidade de contato entre eles ou características gerais das famílias adotivas. Superestimativas de efeitos ambientais têm sido contestadas de várias maneiras: por exemplo, medidas feitas na infância revelam uma influência ambiental da ordem de 30%, que cai com o passar do tempo. Esse tipo de resultado é provocativo e merece não passar despercebido. Do mesmo modo, revendo dados da literatura sobre QI de gêmeos e organizando-os em função da idade, Bouchard e McGue (1981) mostraram aumento do efeito da herdabilidade em função da idade, ao contrário do que seria esperado por uma lógica de acúmulo de efeitos ambientais. Serve como um alerta contra raciocínios simplistas. Não se trata de negar a influência do ambiente, nem negar a existência de ambientes inadequados, nem tampouco minimizar os efeitos da aprendizagem, como os autores comentam, mas de entender o ser humano como um organismo complexo, para o qual a oportunidade de aprender e a experiência em novos ambientes podem até amplificar os efeitos do genótipo no fenótipo.

Devemos admitir e enfrentar complexidades em todos os níveis. Um outro exemplo pode ser ilustrado pela idéia de igualdade de ambiente, que também requer a consideração de aspectos muito diferenciados. Nem mesmo o ambiente intrauterino de gêmeos idênticos é completamente comum. Quanto ao envelope placentário, todos os gêmeos fraternos são dicoriônicos – desenvolvem-se em envelopes separados – enquanto cerca de 70% dos gêmeos idênticos são monocoriônicos. Gêmeos idênticos que se desenvolvem no mesmo envelope placentário diferem dos gêmeos idênticos que

se desenvolvem em envelopes separados. Curiosamente, os gêmeos idênticos monocoriônicos, embora tendam a nascer com maior diferença de peso do que os dicoriônicos, são os que mais tarde vão apresentar maiores semelhanças psicológicas (Spitz 1996), o que é um complicador do raciocínio que opõe de maneira simplificada a determinação herdada e a determinação ambiental.

O AMBIENTE DE ADAPTAÇÃO EVOLUTIVA VERSUS OS AMBIENTES EM QUE VIVEMOS HOJE

A adaptação é uma das idéias mais importantes da Biologia. A observação da natureza mostra, com uma infinidade de exemplos magníficos, que os seres vivos, por suas formas e seu funcionamento, estão como que planejados para otimizar sua reprodução em conjuntos específicos de características ambientais. Dizemos que eles são dotados de adaptações ajustadas a essas características ambientais, sejam elas físicas ou biológicas, incluindo clima, substratos, presas e predadores, nutrientes, relações de parasitismo e mutualismo, e assim por diante. No caso humano, como em outros animais intensamente sociais, o ambiente de adaptabilidade evolutiva inclui a rede social.

As adaptações não impedem que plantas e animais sobrevivam em ambientes diferentes daqueles nos quais evoluíram. Dentro de limites, e com variações de espécie para espécie, os seres vivos conseguem enfrentar novas regiões e até eventualmente dar-se melhor nelas do que nos locais de origem. São vários os casos de animais e plantas levados com êxito pelo homem de um continente para outro. Ao examinar esses êxitos, vê-se que, apesar da distância geográfica, as adaptações estavam adequadas ao novo local, ou seja, a distância, por si só, não é uma diferença ambiental. Além disso, o próprio processo evolutivo seleciona uma certa plasticidade, cuja utilidade resulta do fato de os ambientes não serem rigidamente estáticos.

Os ambientes em que vivemos hoje são muito diferentes daqueles onde fomos nos transformando no que somos (Buss 2000). Avaliar o efeito dessas mudanças sobre nós nem sempre é tarefa simples. É evidente que nos beneficiamos de uma tecnologia médica (por ex., diabéticos sobrevivem graças a essa tecnologia). No entanto, as mudanças nas condições de vida trouxeram novos problemas e desafios (por ex., sedentarismo e consumo excessivo de gordura e açúcar são fatores de risco para o desenvolvimento de diabetes e outros problemas de saúde).

Implicações de mudanças ambientais são proporcionais à importância evolutiva da característica em questão. No caso do homem, mudanças no ambiente social podem ter grandes implicações. Estima-se que os humanos tenham evoluído em grupos de 50 a 200 indivíduos (Dunbar 1993). O período de milhões de anos em que vivemos assim, em pequenos grupos auto-suficientes, não se compara ao período recente de poucos milhares de anos em que, rapidamente, fomos abandonando a maneira tribal de viver e, graças à agricultura, passamos a viver em grupos grandes. Num só dia, podemos encontrar mais pessoas do que nossos ancestrais encontravam durante toda a vida. Estima-se que eles vivessem inseridos em redes de parentesco, enquanto os humanos modernos muitas vezes vivem em famílias nucleares isoladas, privados de amplo apoio social. Se o bem-estar depende da inserção em contextos pessoais duradouros e profundos, então a vida moderna, associada à redução de apoio social e elevada freqüência de contatos passageiros e superficiais, pode ter um efeito danoso sobre a qualidade de vida das pessoas.

Se as necessidades básicas estão minimamente satisfeitas, o fator mais significativo para a felicidade da maioria das pessoas parece ser as relações favoráveis com amigos e familiares. Como aponta Grinde (1996), nossa sociabilidade provavelmente é o aspecto da vida das sociedades modernas que mudou de forma mais dramática em comparação com a vida das comunidades tribais. Talvez esteja aí a principal limitação à felicidade da maioria das pessoas; o tendão de Aquiles da sociedade moderna.

Ao considerar a importância dessas relações, o número de pessoas de uma comunidade, embora relevante para o ajustamento, não é o único fator a ser levado em conta. Uma vila de 100 habitantes é mais semelhante, como ambiente, a uma grande metrópole do que a uma tribo ancestral. A autonomia da tribo ancestral é uma diferença ainda maior do que o número de habitantes. Os estudos antropológicos descobriram que essas tribos, ainda que totalmente separadas por oceanos, e não obstante a enorme variedade de usos, costumes e crenças, constituem, como disse Levi Strauss (1967), não outras culturas, mas "uma outra humanidade". Ora, foi nesse ambiente tribal que se formaram os homens e mulheres que vivem hoje nas grandes metrópoles. Não houve tempo para se criarem novas adaptações. Nascemos preparados para viver numa pequena comunidade auto-suficiente e dotada de uma cultura que não é exatamente a nossa, mas aquela da "outra humanidade". Na verdade, nós é que somos "uma outra

humanidade". Somos um animal deslocado de seu ambiente de adaptação. Contudo, não somos o único caso; plantas e animais domésticos também estão deslocados.

Ofuscados – e embevecidos – pela enorme sofisticação tecnológica de nossa sociedade industrial, tendemos a subestimar as conquistas culturais do ambiente tribal. A tecnologia atual não é muito mais do que uma sucessão de desdobramentos da base de nossos ancestrais coletores-caçadores. Essa base está mais distante da vida não-cultural anterior do que das conquistas dos últimos séculos. Se o leitor nos permite uma fantasia ilustrativa, imagine um pequeno grupo de pessoas que, por acidente, se vejam perdidas em alguma área desabitada da floresta amazônica. Imagine também que essas pessoas consigam, quase por milagre, manter-se vivas por um período relativamente longo, encontrando precaríssimas fontes de alimento aqui e ali. Não há dúvida, no entanto, que levariam uma vida miserável, paupérrima, em desespero e angústia. Agora, imagine que um belo dia, perambulando um pouco mais longe, essas pessoas encontrem uma tribo de índios e sejam por ela acolhidas. A experiência de sobreviver com falta de quase tudo teria desfeito o ofuscamento tecnológico e as levaria a perceber, em cheio, a opulência da cultura "primitiva". Os índios seriam imediatamente percebidos como ricos donos de uma abundância de recursos e de conhecimentos. O nosso grupo de sobreviventes veria o valor e a inteligência desse patrimônio cultural.

Se permanecessem bastante tempo, teriam a oportunidade de contemplar o fácil acesso das crianças a todo esse patrimônio e até conceber o ser humano como naturalmente cultural. O ambiente de desenvolvimento exige competência para a conquista desse patrimônio e essa exigência foi, durante alguns milhões de anos, um fator de seleção para todos os aspectos da cultura. Passado o impacto de perceber o poder de ação da tribo sobre o ambiente, nossos visitantes, aprendendo a língua, começariam a perceber a música, a dança e toda uma variedade de práticas, crenças e regras que não têm nenhum valor óbvio e imediato para a sobrevivência. O que eles não conseguiriam fazer, e nós mesmos ainda estamos longe de conseguir, é entender o papel de tudo isso.

Com a abordagem etológica e evolutiva, a indagação desse papel se coloca plenamente. Talvez essas coisas sejam soluções para problemas criados pelo próprio desenvolvimento cognitivo e tecnológico. Soluções para lidar com a partilha de alimentos, com o sexo, com a guerra, com as incertezas e com a morte.

Há alguns milhões de anos, a cultura começou a ganhar importância como recurso auxiliar das tarefas da eficácia reprodutiva. As pedras lascadas e os outros

recursos materiais e imateriais traziam soluções e abriam possibilidades de expansão. *Pari passu* exigiam indivíduos aptos para seu uso fluente. Selecionava-se, assim, uma aptidão especial, que não se restringia às habilidades motoras e cognitivas, mas incluía novas disposições sociais, motivacionais e emocionais. Na mesma medida em que foi dando forma a esse novo primata, a cultura deu origem a novos problemas. Assim como a postura ereta criou problemas para o parto, e a elevação da laringe dificultou a relação entre deglutição e respiração, assim também a cultura, decerto, colocou o homem-em-formação diante de novas dificuldades. Com o desenvolvimento da cognição e da linguagem, a reorganização da busca e do consumo de alimentos, a construção de abrigos, a consciência do futuro e tudo o mais, novos problemas da convivência efetiva encontraram soluções, não apenas nas alterações genéticas, mas na própria cultura. Ela passou a resolver os problemas resultantes das soluções que lhe permitiram assumir um certo controle da evolução. Ritos e mitos, usos e costumes, regras de conduta, valores e estruturas sociais, foram as soluções encontradas. No caso de outros animais, a análise funcional, com a qual procuramos entender o papel de cada ação na vida da espécie, já encontra desafios consideráveis. E quando, dentro dessa perspectiva, fazemos comparação entre o homem e os outros, o que se destaca é a quantidade de ações cujas funções exigem um quadro explicativo mais complexo. A grande diferença já não é mais a inteligência, nem a sexualidade exacerbada, nem a agressividade absurda, nem mesmo a própria cultura. O que nos parece é que a maneira mais aguda de perceber a originalidade humana está na descrição da complexidade funcional. As indagações iniciais "Como somos?", "Por que somos como somos?", se transformam em "Qual é o sentido adaptativo das nossas ações?". Essa pergunta parece crescer notavelmente em dificuldade no caso humano. Parece-nos mais fácil, por contraste, entender os outros animais. Imagine o leitor um registro competente de todas as suas atividades num dia qualquer de sua vida. A identificação das funções dessas atividades não é nada simples. O sentido de cada atividade está imerso numa trama social e cultural que ofusca a percepção das funções biológicas. A própria idéia de função biológica precisa ampliar-se para dar conta dos significados culturais. Em nenhuma outra espécie encontra-se tal complexidade. Não se trata apenas de uma relação remota no tempo entre a ação e suas conseqüências. Portanto, não é numa ingênua competição de inteligência ou sensualidade ou em qualquer outro atributo singular que se encontra a originalidade humana. A abundância cultural humana é o candidato óbvio; porém, do ponto de vista biológico, a complexidade funcional do comportamento humano é a forma de integrar o

estudo do ser humano no panorama evolutivo. E é tão grande essa complexidade funcional que a "sombra de um sonho" torna-se uma esfinge e voltamos a ser o mais enigmático dos animais.

REFERËNCIAS

Akhtar N, Tomasello M. 1998. Intersubjectivity in early language and use. pp 15-46. *In*: Bräten S (ed.). *Intersubjective Communication and Emotion in Early Ontogeny.* Cambridge: Cambridge University Press.

Alcock J. 2001. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sunderland: Sinauer.

Alexander RD, Hoogland JL, Howard RD, Noonan KM, Sherman PW. 1979. Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and human. pp. 436-53. *In*: Chagnon NA, Irons W (eds.). *Evolutionary Biology and Human Social Behavior: An Anthropological Perspective*. North Scituate, MA: Duxbury Press.

Arnqvist G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature* 393: 784-6.

Aureli F, de Waal FBM. 2000. *Natural Conflict Resolution.* Berkeley, Los Angeles e London: University of California Press.

Baker R. 1996. *As Guerras do Esperma: Infidelidade, Conflitos Sexuais e Outras Batalhas de Cama*. Lisboa: Veja.

Baker RR. Bellis MA. 1995. *Human Sperm Competition*. Londres: Chapman & Hall.

Baker RR. 1997. Copulation, masturbation, and infidelity: State-of-the-art. pp. 163–88. *In*: Schmitt A, Atzwanger K, Grammer K, Schäfer K (eds.). *New Aspects of Human Ethology*. New York: Plenum Press.

Bouchard Jr TJ, McGue MG. 1981. Familial studies on intelligence: A review. *Science* 212: 1055-9.

Bouchard Jr TJ. 1997. Twin studies of behavior: New and old findings. pp. 121-40. *In*: Schmitt A, Atzwanger K, Grammer K, Schäfer K (eds.). *New Aspects of Human Ethology*. New York: Plenum Press.

Bowlby J. 1969. *Apego*. São Paulo: Martins Fontes.

Brass LM, Isaacsohn JL, Merikangas KR, Robinette CD. 1992. A study of twins and stroke. *Stroke* 23: 221-3.

Braten S. 1998. Intersubjective communion and understanding: development and perturbation. pp. 372-82. *In*: Braten S (ed.). *Intersubjective Communication and Emotion in Early Ontogeny*. Cambridge: Cambridge University Press,.

Burdick CK, Miller JD. 1975. Speech perception by the chinchilla: discrimination of sustained [a] and [i]. *Journal of the Acoustical Society of America* 58: 415-27.

Buss DM. 1999. *Evolutionary Psychology: The New Science of the Mind*. Boston: Allyn & Bacon.

Buss DM. 2000. The evolution of happiness. *American Psychologist* 55: 15-23.

Bussab VSR, Ribeiro FJL. 1998. Biologicamente Cultural. pp. 175-93. *In*: Souza L, Freitas MFQ, Rodrigues MMP (eds.). *Psicologia: Reflexões (Im)Pertinentes*. São Paulo: Casa do Psicólogo.

Chomski N. 1972. *Language and Mind*. New York: Harcourt Brace Jovanovich.

Crawford C. 1998. The theory of evolution in the study of human behavior: An introduction and oververview. pp. 3-41. *In*: Crawford C, Krebs DKL (eds.). *Handbook of Evolutionary Psychology*. Mahwah: Lawrence Erlbaum Associates.

Daly M, Wilson M, Weghorst SJ. 1982. Male sexual jealousy. *Ethology and Sociobiology* 3: 11-27.

Damásio AR. 1994. *O Erro de Descartes. Emoção, Razão e o Cérebro Humano.* São Paulo: Companhia das Letras.

Damásio AR. 2000. *O Mistério da Consciência.* São Paulo: Companhia das Letras.

Dewson JM. 1964. Speech sound discrimination by cats. *Science* 144: 555-6.

Diamond J. 1997. *Por que o Sexo é Divertido? A Evolução da Sexualidade Humana*. Rio de Janeiro: Rocco.

Dunbar RIM. 1996. *Grooming, Gossip and the Evolution of Language*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.

Dunbar RIM. 1993. Coevolution of neocortical size, group size, and language in humans. *Behavioral and Brain Sciences* 16: 681-735.

Eberardt WG. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.

Eibl-Eibesfeldt I. 1970. *Ethology: The Biology of Behavior*. New York: Holt, Rinehart & Winston.

Eibl-Eibesfeldt I. 1989. *Human Ethology*. New York: Aldine de Gruyter.

Eimas PD, Siqueland ER, Jusczyk P, Vigorito J. 1971. Speech perception in infants. *Science* 171: 303-6.

Etcoff N. 1999. *A Lei do Mais Belo: A Ciência da Beleza*. Rio de Janeiro: Objetiva.

Field TM, Woodson R, Greenberg R, Cohen D. 1982. Discrimination and imitation of facial expressions by neonates. *Science* 218: 179-81.

Fisher HE. 1982. Of human bonding. *The Sciences* Fev: 18-31.

Fisher HE. 1992. *Anatomia do Amor: A História Natural da Monogamia, do Adultério e do Divórcio*. São Paulo: Eureka.

Foley R. 1996. *Humans before Humanity*. Oxford: Blackwell Publishers.

Fragaszy D, Izar P, Visalberghi E, Ottoni EB, Oliveira MG. 2004. Wild capuchin monkeys use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology* 64: 359-66.

Frieze IH, Olson JE, Good DC. 1990. Perceived and actual discrimination in the salaries of male and female managers. *Journal of Applied Social Psychology* 20: 46-67.

Frost GT. 1980. Tool behavior and the origins of laterality. *Journal of Human Evolution* 9: 447-59.

Gardner RA, Gardner BT. 1975. Early signs of language in child and chimpanzee. *Science* 187: 752-3.

Garner DM. 1993. Pathogenesis of anorexia nervosa. *The Lancet* 341: 1631-5.

Goldsmith HH, Campos JJ. 1982. Genetic influence on individual differences in emotionality. *Infant Behavior and Development* 5: 99.

Goodal J. 1991. *Uma Janela para a Vida: 30 Anos com os Chimpanzés da Tanzânia*. Rio de Janeiro: Zahar.

Gould SJ. 1977. *Darwin e os Grandes Enigmas da Vida*. São Paulo: Martins Fontes.

Grammer K. 1996. The human mating game. The battle of the sexes and the war of signals. Annual Meeting of the Human Behavior and Evolution Society. Evanston, IL: Northwestern University.

Grinde B. 1996. Darwinian happiness: Biological advice on the quality of life. *Journal of Social and Evolutionary Systems* 19: 249-60.

Haggan M. 2002. Self-reports and self-delusion regarding the use of Motherese: implications from Kuwaiti adults. *Language Sciences* 24: 17-28.

Hayes KJ, Hayes C. 1952. Imitation in a home-raised chimpanzee. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 45: 450-9.

Hearn JP. 1978. The endocrinology of reproduction in the common marmoset, Callithrix *jacchus*. pp. 163-71. *In*: Kleiman DG (ed.). *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Washington: Smithsonian Institution Press.

Hensley WE, Cooper R. 1987. Height and occupational success: A review and critique. *Psychological Reports* 60: 843-9.

Hinde RA. 1970. *Animal Behaviour: A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology*. New York: McGraw-Hill.

Holden C. 1980. Identical twins reared apart. *Science* 207: 1323-8.

Jackson LA, Ervin KS. 1991. Height stereotypes of women and men: The liability of shortness for both sexes. *Journal of Social Psychology* 132: 433-45.

Kessler S. 1980. The genetics of schizophrenia: A review. *Schizophrenia Bulletin*, 6: 404-16.

Kugiumutzakis G. 1998. Neonatal imitation in the intersubjective companion space. pp. 63-88. *In*: Braten S (ed.). *Intersubjective Communication and Emotion in Early Ontogeny*. Cambridge: Cambridge University Press.

Kuhl PK, Miller JD. 1975. Speech perception by the chinchilla: voiced-voiceless distinction in alveolar plosive consonants. *Science* 190: 69-72.

Lenneberg EH. 1967. *Biological Foundations of Language*. New York: John Wiley.

Lenneberg EH. 1969. On explaining language. *Science* 164: 635-43.

Leutenegger W. 1973. Maternal-fetal weight relationships in primates. *Folia Primatologica* 20: 280-93.

Levi Strauss C. 1967. *As Estruturas Elementares de Parentesco*. Petrópolis: Vozes.

Lewin R. 1999. *Evolução Humana.* São Paulo: Atheneu.

Lieberman P. 1975. *On the Origins of Language*. Nova York: MacMillan.

Lieberman P. 1984. *The Biology and Evolution of Language*. Cambridge: Harvard University Press.

Lloyd JE. 1979. Firefly communication. *Anima* Junho: 32.

Lynn M, Shurgot BA. 1984. Responses to lonely hearts advertisements: Effects of reported physical attractiveness physique and coloration. *Personality and Social Psychlogy Bulletin* 10: 349-57.

Meltzoff AN, Moore MK. 1977. Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science* 198: 75-8.

Meltzoff AN, Moore MK. 1998. Infant intersubjectivity: broadening the dialogue to include imitation, identity and intention. pp. 63-88. *In*: Braten S (ed.). *Intersubjective Communication and Emotion in Early Ontogeny*. Cambridge: Cambridge University Press.

Miller GS. 2000. *A Mente Seletiva*. Rio de Janeiro: Campos.

Morris D. 1967. *O Macaco Nu: Um Estudo do Animal Humano*. Rio de Janeiro: Record.

Murray L. 1998. Contributions of experimental and clinical perturbations of mother-infant communication to the understanding of infant intersubjectivity. pp. 127-43. *In*: Braten S (ed.). *Intersubjective Communication and Emotion in Early Ontogeny*. Cambridge: Cambridge University Press.

Murray L, Trevarthen C. 1985. Emotional regulation of interactions between two-month-olds and their mothers. pp. 177-97. *In*: Field TM, Fox NA (eds.). *Social Perception in Infants.* Norwood: Ablex.

Nagel U, Kummer H. 1974. Variation in cercopithecoid aggressive behavior. pp. 159-84. *In*: Holloway RL (ed.). *Primate Aggression, Territoriality, and Xenophobia*. New York: Academic Press.

Newcombe N. 1996. *Desenvolvimento Infantil: Abordagem de Mussen*. Porto Alegre: Artes Médicas.

O'Rourke DH, Gottesman II, Suarez BK, Rice J, Reich T. 1982. Refutation of the general single locus model for the etiology of schizofrenia. *American Journal of Human Genetics* 34: 630-49.

Ottoni EB, Mannu M. 2001. Semi-free ranging tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*) spontaneously use tools open nuts. *International Journal of Primatology* 22: 347-58.

Ottoni EB, Mannu M. 2003. Spontaneous use of tools in semifree-ranging capuchin monkeys. pp. 440-3. *In*: de Waal FBM, Tyack PL (eds.). *Animal Social Complexity: Intelligence, Culture, and Individualized Societies*. Cambridge: Harvard University Press.

Papalia DE, Olds SW. 1998. *Desenvolvimento Humano*. Porto Alegre: ARTMED.

Passingham R. 1982. *The Human Primate*. Oxford: Freeman.

Pinker S. 1994. *O Instinto da Linguagem: Como a Mente Cria a Linguagem.* São Paulo: Martins Fontes.

Plomin R, Owen MJ, McGuffin E. 1994. The genetic bases of behavior. *Science* 264: 1733-9.

Pope HG, Gruber AJ, Plivardia R, Philips KA. 1997. Muscle dysmorphia: an underrecognized form of body dysmorphic disorder. *Psychosomatics* 38: 548-57.

Queiroz RS, Otta E. 1999. A beleza em foco: condicionantes culturais e psicobiológicos na definição da estética corporal. pp. 13-66. *In*: Queiroz RS (ed.). *O Corpo do Brasileiro.* São Paulo: Editora SENAC.

Ridley M. 2003. *O Que nos Faz Humanos: Genes, Natureza e Experiência*. Rio de Janeiro: Record.

Ritvo ER, Freeman BJ, Mason-Brothers A, Mo A, Ritvo AM. 1985. Concordance for the syndrome of autism in 40 pairs of afflicted twins. *American Journal of Psychiatry* 142: 74-7.

Rodrigues MMP. 1998. Evolução do investimento parental em primatas: O caso do *Homo sapiens*. pp. 273-92. *In*: Souza L, Freitas MFQ, Rodrigues MMP (eds.). *Psicologia: Reflexões (Im)Pertinentes*. São Paulo: Casa do Psicólogo.

Rosenthal D. 1970. *Genetic Theory and Abnormal Behavior*. New York: McGraw-Hill.

Saafilios-Rothschild C. 1969. Attitudes of Greek spouses towards marital infidelity. pp. 78-9. *In*: Neubeck G (ed.). *Extramarital Relations*. Englewood Cliffs: Prentice-Hall.

Scheib JE, Kristiansen A, Wara AA. 1997. Norwegian note on "sperm donor selection and the psychology of female mate choice". *Evolution and Human Behavior* 18: 143-9.

Seidl de Moura ML. 1999. *Interações Iniciais e seu Papel no Desenvolvimento: Uma Contribuição ao Estudo da Gênese da Atividade Mediada*. Tese de Professor Titular, Instituto de Psicologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ.

Short RV. 1979. Sexual selection and its component parts, somatic and genital selection, as illustrated by man and great apes. *Advances in the Study of Behavior* 9: 131-58.

Sinnott JM, Beecher MD, Moody DB, Stebbins WC. 1976. Speech sound discrimination by monkeys and humans. *Journal of Acoustics* 60: 687-95.

Smith RL. 1984. Human sperm competition. pp 601-60. *In*: Smith RI (ed.). *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. New York: Academic Press.

Sparling J. 1997. Penile erections, shape, angle, and length. *Journal of Sex and Marital Therapy* 23: 195-207.

Spitz E. 1996. Des jumeaux bien dociles. *La Recherche* 283: 73-5.

Stanislaw H, Rice FJ. 1988. Correlation between sexual desire and menstrual cycle characteristics. *Archives of Sexual Behavior* 17: 499-508.

Stubbs RH. 1997. Penis lengthening – a retrospective view of 300 consecutive cases. *Canadian Journal of Plastic Surgery* 5: 93-100.

Stunkard A, Harris JR, Pedersen NL, McClearn GE. 1990. The body-mass index of twins who have been reared apart. *New England Journal of Medicine* 32: 1483-7.

Toth N. 1987. The first technology. *Scientific American* 256: 112-7.

Trevarthen C. 1979. Communication and cooperation in early infancy: a description of primary intersubjectivity. pp. 321-47. *In*: Bullowa M (ed.). *Before Speech.* New York: Cambridge University Press.

Trevarthen C. 1998. The concept and foundations of infant intersubjectivity. pp 15-46. *In*: Bräten S (ed.). *Intersubjective Communication and Emotion in Early Ontogeny.* Cambridge: Cambridge University Press.

Trevarthen C. 2003. Infant psychology is an evolving culture. *Human Development* 6: 233-46.

van den Berghe PL. 1979. *Human Family Systems: An Evolutionary View*. Amsterdam: Elsevier.

Wilson AP, Boelkins RC. 1970. Evidence for seasonal variation in aggressive behavior in *Macaca mulatta*. *Animal Behavior* 18: 719-24.

Wilson M, Daly M. 1993. An evolutionary psychological perspective on male sexual proprietariness and violence against wives. *Violence and Victims* 8: 271-94.

Wilson M, Daly M. 1996. Male sexual proprietariness and violence against wives. *Current Directions in Psychological Science* 5: 2-7.

Wrangham RM. 1993. The evolution of sexuality in chimpanzees and bonobos. *Human Nature* 4: 47-9.

Yamamoto ME, Sousa MBC. 1998. Sistema social dos calitriquídeos: dados atuais e novas perspectivas de investigação. pp. 247-72. *In*: Souza L, Freitas MFQ, Rodrigues MMP (eds.). *Psicologia: Reflexões (Im)Pertinentes*. São Paulo: Casa do Psicólogo.

Yamamoto ME, Lopes FA. 2004. Dize-me o que falas e te direi o que comes: aquisição da linguagem e composição da dieta em crianças. pp. 205-27. *In*: Moura MLS (ed.). *O Bebê do Século XXI e a Psicologia em Desenvolvimento*. São Paulo: Casa do Psicólogo.

Capítulo 16

BEM-ESTAR ANIMAL[46]

Donald M. Broom

dmb16@cam.ac.uk

Centre for Animal Welfare and Anthrozoology, Department of Veterinary Medicine, University of Cambridge, Madingley Road, Cambridge CB3 0ES, United Kingdom

[46] Tradução: Dr. Rodrigo Egydio Barreto, Depto. Fisiologia, Instituto de Biociências, Botucatu, SP, Unesp.

A HISTÓRIA DO CONCEITO DE BEM-ESTAR ANIMAL

O bem-estar animal é um termo que descreve uma qualidade potencialmente mensuráveis de um animal vivo em um determinado momento e, portanto, é um conceito científico. Grande parte da discussão sobre bem-estar animal recai no que os seres humanos fazem sobre isso, ou deveriam fazer sobre. Tal questão, sobre o que as pessoas devem fazer, é uma questão ética. O estudo científico do bem-estar animal deve ser separado da ética.

Os animais sempre tiveram bem-estar, mas o que os seres humanos sabem sobre isso, modifica-se ao longo do tempo. Ajudar os outros e não prejudicar os outros são estratégias eficazes, especialmente para os animais que vivem em grandes grupos sociais longevos. Assim, sistemas morais evoluíram em seres humanos e outros animais, tal como explicado em detalhes por de Waal (1996), Ridley (1996) e Broom (2003). As pessoas consideram que tem deveres para com os outros, assim como todos os animais sociais, em nós evoluíram tais características que nos tornam sensíveis aos outros nas nossas sociedades, de uma maneira que promova preferências à obediência e às ações. Essa posição deontológica surgiu em cada sociedade humana e os mecanismos envolvidos têm paralelos nas sociedades animais. Outras características que evoluíram aumentam a habilidades para avaliar as consequências das ações e avaliar custos e benefícios, ou seja, algumas decisões utilitárias[47].

Em 1964, livro de Ruth Harrison "Animal Machines" foi publicado e salientou que os envolvidos na indústria de produção animal muitas vezes tratam os animais como máquinas inanimadas, em vez de indivíduos vivos. Como consequência desse livro, em 1965 o governo britânico instituiu o Comitê Brambell e um dos seus membros foi W.H. Thorpe, um etólogo da Universidade de Cambridge. Thorpe enfatizou que o entendimento da biologia dos animais é importante e explicou o que os animais tem necessidades considerando uma base biológica, incluindo algumas necessidades para mostrar determinados comportamentos e que os animais teriam problemas se tais necessidades fossem frustradas (Thorpe 1965). Essa visão veio a ser escrita no relatório Brambell como as "cinco liberdades". O conceito de liberdade tem algumas dificuldades lógicas e científicas (Broom 2003). A idéia das necessidades dos animais é o que é chave para a compreensão do bem-estar animal. A motivação dos animais em situações difíceis e as bases biológicas das necessidades foram explicadas por Duncan & Gush-

[47] *Utilitarian* (N.T.)

Wood (1971, 1972), Hughes & Duncan (1988) e Toates & Jensen (1991). Muitos etólogos que trabalharam com o tema motivação na década de 1980 e 1990 mudaram para estudos de etologia aplicada e, em particular, ao bem-estar animal (Broom, no prelo). Ao mesmo tempo, o uso científico do termo estresse vinha sendo melhor estabelecido. Seu uso por Selye (1956) foi claramente ambígua e até certo ponto errada em que o HPA e mecanismos fisiológicos SAM foram apresentados por Selye como algo geral a todas as situações quando, na verdade, elas não estavam presentes (Mason 1968, Dantzer & Mormède 1979). Erroneamente, algumas pessoas utilizaram o termo estresse para indicar a atividade do eixo HPA, enquanto outros o utilizaram para qualquer estimulação. Broom sugeriu (1983, ver também Broom & Johnson 1993) que deve ser limitada aos efeitos adversos ou potencialmente negativos, com redução de *fitness*[48] como critério. Essa visão foi apoiada por alguns fisiologistas e pesquisadores de bem-estar animal, mas a maioria foi ignorada pelos pesquisadores da área médica.

A visão que os animais domésticos têm menor poder cerebral para comportamentos complexos em comparação aos seus ancestrais selvagens (Hemmer 1983) foi subsequentemente considerada em grande parte incorreta. Estudos experimentais sobre a aprendizagem têm demonstrado que os animais domésticos têm uma gama de habilidades sofisticadas (Fraser & Broom 2007, 2010, Broom 2010). Por exemplo, ovelhas e vacas reconhecem muitos indivíduos e as ovelhas têm unidades em seus cérebros que tornam isso possível (Kendrick & Baldwin de 1987, Kendrick *et al.* 1995, 2001), bovinos juvenis podem mostrar uma resposta de excitação quando aprendem alguma coisa (Hagen & Broom 2004) e os porcos podem usar informação de espelhos depois de algumas horas de experiência com um (Broom *et al.* 2009). A principal forma em que os animais domésticos foram alterados por seleção humana é que, ao contrário de seus ancestrais, eles podem ter alguma tolerância de proximidade humana e uma capacidade de se reproduzir em situações restritas, subótimas (Price 2002).

Até recentemente, grande parte da discussão sobre o uso de animais foi centrada sobre se eles devem ou não ser mortos. Filósofos e o público ficaram principalmente receosos em relação à ética de matar animais para alimentação humana, roupas humanas, investigação científica ou como animais de estimação não desejados (Regan 1990, Fraser 2008). Esta é uma questão ética importante, mas não é uma questão de bem-estar animal. A questão do bem-estar animal é o que acontece antes da morte, incluindo a

[48] Fitness foi usado pelo autor e aqui não foi traduzido. Por essa razão aparece em itálico (N.T.)

forma como são tratados durante a última parte de suas vidas, muitas vezes o período pré-abate e, então, o método pelo qual eles seriam mortos.

Animais e seus sistemas de resposta estão sujeitos aos desafios de seu ambiente. Esses desafios incluem patógenos, danos aos tecidos, ataque ou ameaça de ataque por um predador ou de animal da mesma espécie, e outras competições sociais, a complexidade do processamento da informação em uma situação onde um indivíduo recebe estimulação excessiva, a falta de estímulos-chaves, como uma teta para um jovem mamífero, ou aquelas associadas com o convívio social por um animal social e uma falta total de estímulo. Em geral, a incapacidade de controlar suas interações com o meio ambiente causa problemas para os seres humanos e outros animais. Depois de alguns pontos de vista geralmente aceitos sobre o funcionamento dos animais e também os escritos de Lorca, Hughes (1982) propôs que o termo bem-estar animal significava que o animal estava em harmonia com a natureza, ou com seu ambiente. Esta é uma constatação de interesse biológico e um precursor de pontos de vista mais atuais, mas não é uma definição útil. Estar em harmonia é um estado único de modo que não permitem uma avaliação científica. A questão fundamental é o quanto o indivíduo está em harmonia. Broom (1986) apresentou a sua definição de bem-estar. "O bem-estar de um indivíduo é seu estado no que se diz respeito às suas tentativas de lidar (*coping*) com seu ambiente". Em uma série de publicações (Broom 1988, 1991a,b, Broom & Johnson 1993, Broom & Molento 2004), vários pontos relativos a esta definição, incluindo os que estão abaixo, foram enfatizadas. *Coping*[49] significa ter controle da estabilidade mental e corporal (Broom & Johnson 1993). Bem-estar pode ser medido cientificamente (Duncan 1993, Fraser 2008) e varia em um intervalo de muito bom a muito ruim. Bem-estar será pobre se houver dificuldade em lidar ou o fracasso em lidar. Existem várias estratégias de enfrentamento com os componentes comportamentais, fisiológicos, imunológicos e outros que são coordenados a partir do cérebro. Sentimentos, tais como dor, medo e as várias formas de prazer podem ser parte de uma estratégia de enfrentamento e os sentimentos são uma parte fundamental do bem-estar Cabanac (1979), Broom (1991b, 1998, Fraser & Broom 2007, 2010, Broom 2008) e Panksepp (1998). O sistema pode funcionar com sucesso de modo que o enfrentamento[50] é alcançado ou pode ser mal sucedido, condição em que o indivíduo é prejudicado. Uma ou mais estratégias de enfrentamento podem ser utilizadas para tentar lidar com um

[49] Itálico incluído pelo tradutor. Traduzido por enfrentamento. (N. T.)
[50] *Coping* – N. T.

desafio particular, de modo que uma ampla gama de medidas de bem-estar pode ser necessária para avaliar o bem-estar. Lidar com a uma patologia é necessário se o bem-estar deve ser bom, então, a saúde é uma parte importante do bem-estar.

Embora os cientistas do bem-estar animal concordem que o bem-estar animal é mensurável, a definição de Broom tem sido referido por alguns como uma definição funcional, que contrasta com as definições ligadas a sentimentos[51] (Duncan & Petherick 1991, Duncan 1993). A posição mais comum foi a de Dawkins (1980, 1990), que afirma que os sentimentos do indivíduo são a questão central do bem-estar, mas outros aspectos como a saúde desse indivíduo também são importantes. Ao mesmo tempo, aqueles com formação médica ou veterinária, por vezes, apresentam a visão de que a saúde é tudo, ou quase tudo, no caso do bem-estar.

Bom bem-estar está geralmente associado a sentimentos de prazer ou contentamento (Cabanac 1992, Keeling & Jensen 2002). A sensação é construída pelo cérebro, envolvendo, pelo menos, a consciência perceptiva, a qual está associada a um sistema de regulação da vida, que é reconhecido pelo indivíduo quando esta se repete e pode mudar o comportamento ou o modo de agir como um reforço na aprendizagem (Broom 1998). O sofrimento ocorre quando um ou mais sentimentos negativos continuem por mais de alguns segundos (Broom 1998). Há problemas com uma definição de bem-estar que se refere apenas aos sentimentos. Por exemplo, não é apropriado dizer que o bem-estar é bom: uma pessoa com uma perna quebrada dorme, um viciado que acaba de tomar heroína, um indivíduo gravemente afetado por uma doença, mas que desconhece que a possui, ou uma pessoa ferida cujo sistema de dor não funciona (Broom 1991b, 1998).

O artigo sobre a avaliação da dor e angústia em animais de laboratório publicado por Morton e Griffiths (1985) teve influência significativa, mas a maioria dos cientistas neste momento não considera o bem-estar animal como uma disciplina científica que deve ser ensinado aos estudantes de veterinária e outros estudantes. O comportamento animal e a função cerebral foram pensados para ser de menor importância para o trabalho veterinário. Esses pontos de vista tem paralelos estreitos com a profissão médica em que aqueles que estudaram os problemas comportamentais e mentais são muitas vezes considerados periféricos em relação às grandes tarefas da medicina humana. A maioria das pessoas nas profissões veterinárias, médicas e científicas não

[51] *Feeling-related definitions* (N. T.).

estavam dispostos a se referir aos sentimentos dos animais (Panksepp 2005). A maior parte do desenvolvimento da ciência do bem-estar dos animais ocorreu após 1990.

OUTROS CONCEITOS DE BEM-ESTAR ANIMAL

O quão bem poderia os nossos animais domésticos se **adaptar** às condições que impomos a eles? Podem os animais selvagens se adaptar ao nosso impacto sobre eles? Quando nos referimos a animais individuais, a adaptação é o uso de sistemas de regulação, com seus componentes fisiológicos e comportamentais, que ajudam um indivíduo a lidar com as suas condições ambientais (Broom, 2006a). Os animais podem se adaptar melhor se as suas necessidades forem atendidas. Quais são os limites para a adaptação? A idéia de que há limites tem sido amplamente aceitos na biologia (Monte 1979, Moberg 1985), mas rejeitada por alguns dos envolvidos na produção animal. Um indivíduo que tenta lidar com um ou mais desafios ambientais pode falhar em fazê-lo. Por exemplo, pode ser difícil ou impossível para lidar com: a temperatura externa extrema, a multiplicação do patógeno, ou elevado risco de predação ou difíceis condições sociais. Os estados do corpo podem ser deslocados para fora da faixa tolerável e a morte pode acontecer.. Um indivíduo pode se adaptar a uma situação ambiental com dificuldade, caso em que o bem-estar é ruim. Por exemplo, se um indivíduo está se adaptando, ou se adaptou, mas sente dor ou depressão. Lidar com os desafios normalmente significa que todos os sistemas corporais e mentais tem funcionado de modo que o impacto ambiental é nulo. Portanto, "enfrentar"[52] é mais do que "adaptar". A adaptação não significa, necessariamente, bom bem-estar.

Para a maioria das pessoas, **estresse** são os efeitos de um desafio para o indivíduo que perturba a homeostase, resultando em efeitos adversos. Não é apenas um estímulo que ativa os mecanismos de controle de liberação de energia. Estímulos cujos efeitos são benéficos não seriam estressores, como chamado pela maioria das pessoas. Além disso, para a maioria das pessoas, situações que ativam o eixo hipotálamo - hipófise - adrenal cortical, mas cujos efeitos são úteis para o indivíduo, não seriam chamados de estressores. A definição de estresse que está em consonância com o uso público da palavra é "O estresse é um efeito ambiental sobre um indivíduo que sobretaxa sistemas de controle e resulta em consequências negativas e eventualmente reduzida aptidão" (Broom & Johnson 1993, Broom 1983). Não há estresse bom. Durante o

[52] *to cope* (N. T.).

desenvolvimento dos indivíduos, os estímulos que resultam de situações difíceis, tanto podem ser experiências úteis, mas estes são melhores referidos como sendo não estressantes. Sempre que houver estresse, o bem-estar será pobre, mas pode ser temporariamente pobre, sem qualquer efeito adverso de longa duração, ou seja, sem estresse.

Saúde refere-se ao que está acontecendo nos sistemas do corpo, incluindo as do cérebro, que luta contra patógenos, danos no tecido ou distúrbios fisiológicos. Saúde é o estado de um indivíduo no que diz respeito as suas tentativas de lidar com a patologia (Broom 2000, 2006b). Com o desafio da doença, bem como com outros desafios, dificuldades ou adaptação inadequada resulta em pobre bem-estar. A relação entre a doença e o bem-estar é resumida na figura. 1. Saúde é uma parte importante do bem-estar.

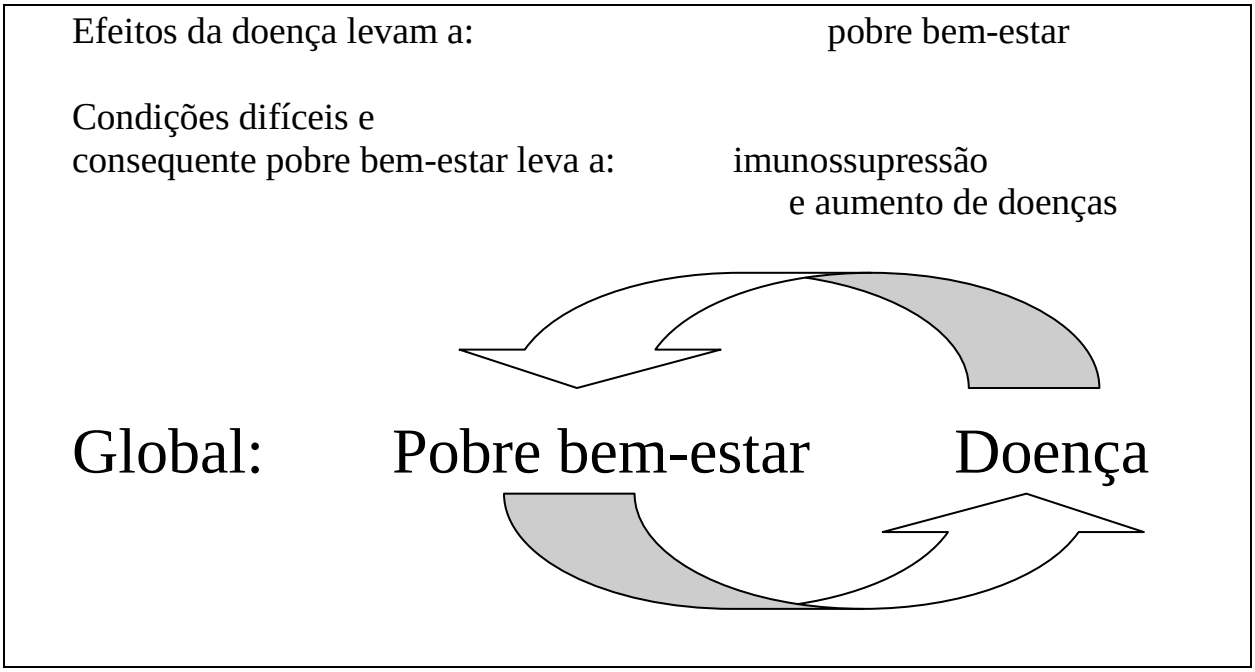


Fig.1. Relações entre bem-estar e doença.

A **necessidade** é uma exigência, que faz parte da biologia básica de um animal, para obter um determinado recurso ou responder a um estímulo ambiental específico ou corporal (Broom & Johnson 1993). A necessidade em si está no cérebro. Ele permite o funcionamento eficaz do animal. Pode ser cumprida pela fisiologia ou comportamento, mas a necessidade não é fisiológica ou comportamental. Há necessidades de recursos, tais como comida, água ou calor, mas também há necessidade de se realizar ações cuja função é a de atingir um objetivo (Hughes & Duncan 1988, Toates & Jensen 1991). Por exemplo: um porco chafurdando no solo ou manipulando materiais, como palha ou galhos, ou uma galinha fazendo banho de terra para manter as penas em boas condições, ou uma galinha ou uma porca construindo um ninho quando está prestes a dar à luz ou pondo um ovo. A idéia de fornecer para as "cinco liberdades", sugerida pela primeira vez no Relatório Brambell em 1965, mas não muito em linha com o conceito de Thorpe das necessidades, é agora substituído pelo conceito mais científico de necessidades. A lista das liberdades apenas fornece uma orientação geral para não-especialistas. Os animais têm muitas necessidades e estes têm sido investigados para muitas espécies. Esse é o ponto de partida para avaliações do bem-estar de uma espécie. A lista de necessidades tem sido o ponto de partida para recomendações do Conselho da Europa e dos relatórios científicos da União Européia sobre bem-estar animal há mais de 20 anos. As liberdades não são precisas o suficiente para ser usado como base para uma avaliação do bem-estar. Atualmente, essa é uma abordagem fora do prazo de validade que ainda pode até ser útil como uma orientação preliminar, mas não deve ser usado se as provas científicas sobre as necessidades estão disponíveis. Os 12 fatores apontados pelo programa de Qualidade do Bem-Estar é um guia melhor do que as cinco liberdades, mas uma lista das necessidades dos animais em particular em análise, com base em evidências científicas publicadas, é mais útil.

Como devemos descrever o que deve ou não ser feito para outras pessoas? A maioria das pessoas diria que todos nós temos obrigações de não prejudicar os outros. De outra perspectiva, pode-se dizer que cada outro indivíduo tem o direito de não ser prejudicado por nós. No entanto, as afirmações dos direitos e liberdades podem causar problemas (Broom 2003). Devemos descrever as obrigações do ator, em vez de os direitos do sujeito. Se continuarmos ou não a interagir com os animais nós, então, temos obrigações em relação ao bem-estar deles.

BEM-ESTAR AVALIAÇÕES E DECISÕES

Efeitos sobre o bem-estar dos animais que podem ser descritos incluem os de: doença, ferimentos, a fome, a estimulação benéfica, as interações sociais - positivas ou negativas, outras formas de sucesso em ações, condições de moradia - positivas ou negativas, maus-tratos deliberados ou acidentais, a manipulação humana - positiva ou negativa, transporte, os procedimentos laboratoriais, mutilações diversas, tratamento veterinário - positivo ou negativo, alteração genética por melhoramento convencional ou outro (Broom 2008, 2010a).

Indicadores de bem-estar são descritos por Broom & Fraser (2007, 2010). Existem diferenças entre os indicadores de bem-estar para os problemas de curto prazo e longo prazo. Medidas a curto prazo, como frequência cardíaca e da concentração de cortisol plasmático são apropriadas para avaliar o bem-estar durante o manuseio ou transporte, mas não durante a habitação a longo prazo. Algumas medidas de comportamento, a função do sistema imunológico e do estado da doença são mais adequadas para os problemas de longo prazo. Bem-estar durante longos períodos é por vezes referido como qualidade de vida. Este termo é muito utilizado pelos médicos, mas isso significa bem-estar ao longo de um período de mais de alguns dias (Broom 2007b).

A avaliação do bem-estar deve ser completamente separada de qualquer juízo ético, mas, uma vez que a avaliação é concluída, as informações produzidas podem ser utilizadas para se tomar decisões sobre a ética de uma situação. Se temos que avaliar a qualidade de vida, devemos utilizar métodos quantitativos de avaliação do bem-estar sempre que possível. A avaliação do bem-estar pelas pessoas pode variar consideravelmente a menos que métodos estabelecidos sejam usados. Uma questão fundamental a ser abordada é o quão bom é o bem-estar do ponto de vista do animal?

Os métodos gerais para avaliar o bem-estar estão resumidos na Tabela 1 e uma lista de medidas de bem-estar está apresentada na Tabela 2. A maioria dos indicadores contribuirá para identificar o estado do animal onde quer que seja na escala de muito bom a muito ruim. Algumas medidas são mais relevantes para os problemas de curto prazo, tais como aqueles associados à manipulação humana ou um breve período de condições físicas adversas, enquanto outras são mais adequadas para problemas de longo prazo. Essas medidas de bem-estar não são medidas "subjetivas" e é possível avaliar a qualidade de vida pela utilização de tais medidas e não apenas por perguntar questões subjetivas. Medidas subjetivas em seres humanos podem estar incorretas ou inconsistentemente corretas. No entanto, aqueles que utilizam a metodologia utilizada

na pesquisa médica no bem-estar/qualidade de vida e aqueles que avaliam o bem-estar dos animais não-humanos têm muito a aprender uns com os outros (ver Lutgendorf de 2001 e outros capítulos nesse livro). Para uma discussão detalhada das medidas de bem-estar, consulte Broom & Johnson (2000).

Tabela 1. Sumário de avaliações de bem-estar.

Métodos gerais	Avaliação
Indicadores indiretos de bem-estar pobre	O quão pobre ele é?
Testes de	
(a) esquiva (avoidance)	(a) Qual é a extensão que os animais tem que viver com a situação ou estímulo aversivo?
and	
(b) preferências positivas	(b) Em que grau está disponível o que é fortemente preferido?
Medidas de capacidade de realizar	Quanto é importante a não ocorrência do comportamento normal ou o comportamento normal e o desenvolvimento de outras funções biológicas anatômicas e fisiológicas?
Outros indicadores diretos de bem estar	Quão bom ele é?

(modificado de Broom 1999a)

Tabela 2. Medidas de bem-estar.

Indicadores fisiológicos de prazer
Indicadores comportamentais de prazer
O grau cujos comportamentos altamente preferidos podem ser exibidos
A variedade de comportamentos normais exibidos ou suprimidos
O grau que o desenvolvimento de processos fisiológicos e anatômicos é possível.
O grau de aversão comportamental exibido

Tentativas fisiológicas de enfrentamento (*coping* – N. T.)

Imunossupressão

Prevalência de doenças

Tentativas comportamentais de enfrentamento (*coping* – N. T.)

Patologias comportamentais

Alterações cerebrais

Prevalência de danos corporais

Capacidade reduzida de crescer e se reproduzir

Expectativa de vida reduzida

(Broom 2000)

Alguns sinais de pobre bem-estar surgem a partir de medições fisiológicas. Por exemplo, aumento da frequência cardíaca, atividade adrenal, a atividade adrenal após desafio com ACTH, ou a resposta imunológica reduzida na sequência de um desafio, podem indicar que o bem-estar é mais pobre do que em indivíduos que não apresentam tais mudanças. Cuidados devem ser tomados na interpretação dos resultados, tal como com muitas outras medidas descritas aqui. A função do sistema imunológico prejudicado e algumas das alterações fisiológicas podem indicar o que tem sido chamado de um estado pré-patológico (Moberg 1985). Como consequência da elevada proporção de mecanismos de enfrentamento que envolvem o funcionamento dos centros superiores do cérebro, alguma avaliação do bem-estar deve envolver medidas da função cerebral (Broom & Zanella 2004).

As medidas comportamentais também são de especial importância na avaliação do bem-estar. O fato de que um animal evitar um objeto ou evento, fortemente dá informações sobre seus sentimentos e, consequentemente, sobre o seu bem-estar. Quanto mais forte evitar o pior o bem-estar enquanto o objeto estiver presente ou o evento estiver ocorrendo. Uma pessoa que é completamente incapaz de adotar uma postura preferencial ao deitar apesar das repetidas tentativas será avaliada como tendo um bem-estar mais pobre do que uma que pode adotar a postura de preferência. Outros comportamentos anormais, tais como estereotipias, auto-mutilação, caudofagia em suínos, penas bicadas em galinhas, ou comportamento excessivamente agressivo em cães, indica que o bem-estar do autor do ato é pobre.

Em algumas destas medidas fisiológicas e comportamentais, é evidente que o indivíduo está tentando lidar com a adversidade e a extensão das tentativas de lidar pode ser medida. Em outros casos, no entanto, algumas respostas são unicamente patológicas e o indivíduo falha a lidar. Em qualquer caso, a medida indica pobre bem-estar.

As doenças, os ferimentos, os problemas de circulação e as anomalias de crescimento tudo indica pobre bem-estar. Se dois sistemas de alojamento são comparados em uma experiência cuidadosamente controlada e a incidência de alguma das situações acima é significativamente aumentada em um deles, o bem-estar dos animais é pior nesse sistema. O bem-estar de qualquer animal doente é pior que a de um animal que não está doente, mas ainda há muito a ser descoberto sobre a magnitude dos efeitos da doença sobre o bem-estar. Pouco se sabe sobre quanto sofrimento está associado com doenças diferentes. Um exemplo específico de um efeito das condições de habitação que levam a um pobre bem-estar é a consequência da redução severa na frequência de execução de

exercícios para a resistência óssea. Em estudos com galinhas (Knowles & Broom 1990, Norgaard Nielsen 1990) as aves que não podiam se exercitar suficientemente as suas asas e pernas, porque eles foram alojados em baterias de gaiolas tinha ossos consideravelmente mais fracos do que as aves em poleiros, onde havia espaço suficiente para o exercício. Da mesma forma, Marchant & Broom (1996) encontraram que as porcas em baias tinham os ossos da perna apenas 65% mais forte que as porcas em sistemas de criação em grupo. A fraqueza real dos ossos significa que os animais estão lidando de maneira pior com o seu ambiente de modo que o bem-estar é mais pobre no confinamento. Se tais ossos de um animal são quebrados haverá uma dor considerável e o bem-estar vai ser pior. A dor pode ser avaliada pela aversão, medidas fisiológicas, os efeitos de analgésicos (por exemplo, Duncan *et al.* 1991, Stilwell *et al.* 2009) ou pela existência de neuromas (Gentle 1986). Seja qual for a medida, os dados coletados em estudos de bem-estar animal dá informações sobre a posição do animal em uma escala de bem-estar de muito bom a muito ruim.

A maioria dos indicadores de bom bem-estar que podemos usar são obtidos por estudos que demonstram preferência positivas pelos animais positivos. Em testes operantes um custo é imposto ao acesso ao recurso, exigindo que o sujeito realize uma tarefa. O desempenho da tarefa exige tempo e esforço, que poderia ter sido gasto fazendo-se outras coisas. A tarefa também pode ser desagradável para o sujeito. Em testes de escolha, o custo é normalmente aplicado ao invés da consumação. O animal deve dividir o tempo entre consumir os recursos.

Como é que vamos descobrir a partir dos animais o d que eles precisam? O que é preferível? Quão difícil será o trabalho individual por um recurso? Um rato pode facilmente aprender a levantar uma porta pesada e o montante levantado dá uma indicação de sua força de preferência para o recurso. Manser *et al.* (1996), estudando as preferências de andares em ratos de laboratório, descobriu que ratos levantariam uma pesada porta para chegar a um chão sólido em que podiam descansar ao invés de chegar a um piso de grade. A terminologia utilizada na estimativa da força motivacional inclui o seguinte (Kirkden *et al.* 2003). Um recurso é uma mercadoria ou uma oportunidade de realizar uma atividade. A demanda é uma quantidade medida de ação que permite que recursos sejam obtidos. O preço é o montante dessas ações que são necessárias para uma unidade de recurso. A renda é a quantidade de tempo ou outra variável que limita a ação. A elasticidade do preço da demanda é a taxa proporcional em que em que o consumo ou demanda mudam como preço. O excedente do consumidor é uma medida

da maior quantia que um sujeito está disposto a gastar em uma determinada quantidade do recurso. Ela corresponde a uma área sob uma curva de demanda inversa. Onde a demanda de um recurso é medido em uma escala de preços, a importância do recurso é indicado mais pelo excedente do consumidor do que pela elasticidade-preço da demanda (Kirkden *et al.* 2003).

Um exemplo da utilização desta metodologia é o trabalho de Mason *et al.* (2001). A questão-chave foi determinar a força da preferência de *vison*, uma espécie parcialmente aquática, para vários recursos, incluindo a água em que se podia nadar. Os *visons* foram treinados para executar atividades operantes para chegar: em um ninho extra, a vários objetos, a uma plataforma elevada, a um túnel, a uma gaiola vazia e a uma piscina de água para nadar dentro. A natação foi dada alta prioridade pelo *vison*.

O terceiro método geral de avaliação do bem-estar listadas na Tabela 2 envolve medir o comportamento e outras funções que não podem ser efetuados, em determinadas condições de vida. As galinhas batem as asas em intervalos, mas não conseguem em uma bateria de gaiolas, enquanto que vitelos e alguns animais de laboratório enjaulados se esforçam para limpar-se bem, mas não podem, em uma pequena jaula, grade ou aparelho de contenção.

Em toda a avaliação do bem-estar é necessário ter em conta a variação individual na tentativa de lidar com a adversidade e os efeitos que a adversidade tem sobre o animal. Quando os porcos foram confinados em baias ou amarras por algum tempo, um boa parte apresenta níveis elevados de estereotipias, enquanto outros indivíduos são muito inativos e não reativos (Broom 1987, Broom & Johnson 1993). Pode haver também uma mudança com o tempo de permanência na condição, na quantidade e no tipo de comportamento anormal mostrado (Cronin & Wiepkema 1984). Em ratos, camundongos e musaranhos sabe-se que diferentes respostas fisiológicas e comportamentais são mostradas por um indivíduo confinado com um agressor e essas respostas de enfrentamento foram classificadas como ativas e passivas (von Holst 1986, Koolhaas *et al.* 1983, Benus 1988). Os animais ativos lutam vigorosamente enquanto os animais passivos se submetem. Um estudo sobre as estratégias adotadas pelas fêmeas em uma situação social competitiva mostrou que algumas fêmeas foram agressivas e bem sucedidas, uma segunda categoria de animais se defendeu vigorosamente se foi atacado, enquanto uma terceira categoria de porcas evitou confronto social, se possível. Estas categorias de animais diferiam em suas respostas adrenais e no sucesso reprodutivo (Mendl *et al.* 1992). Como resultado das diferenças na extensão das

diferentes respostas fisiológicas e comportamentais para os problemas é necessário que qualquer avaliação do bem-estar deva incluir uma vasta gama de medidas. Nosso conhecimento de como combinar as várias medições para indicar a gravidade do problema também deve ser melhorado. Também é importante compreender que as estratégias utilizadas pelos animais em diferentes situações de enfrentamento podem ser diferentes daqueles usados por seres humanos. Um exemplo é a resposta à dor severa em ovinos e algumas outras espécies de presas, nas quais não é adaptativo mostrar respostas comportamentais óbvias (Broom & Johnson 2000).

Para qualquer escala de tempo, medidas de intensidades de efeitos sobre o bem-estar tem que estar relacionada com a duração do estado. Quando o bem-estar é avaliado, a relação entre a sua intensidade (a palavra severidade é usada às vezes quando o efeito é negativo) e a duração deve ser levada em conta. Fig. 2 foi inicialmente desenhada para exemplificar o pobre bem-estar durante o abate (Broom 2001b), mas o princípio é o mesmo para os efeitos positivos.

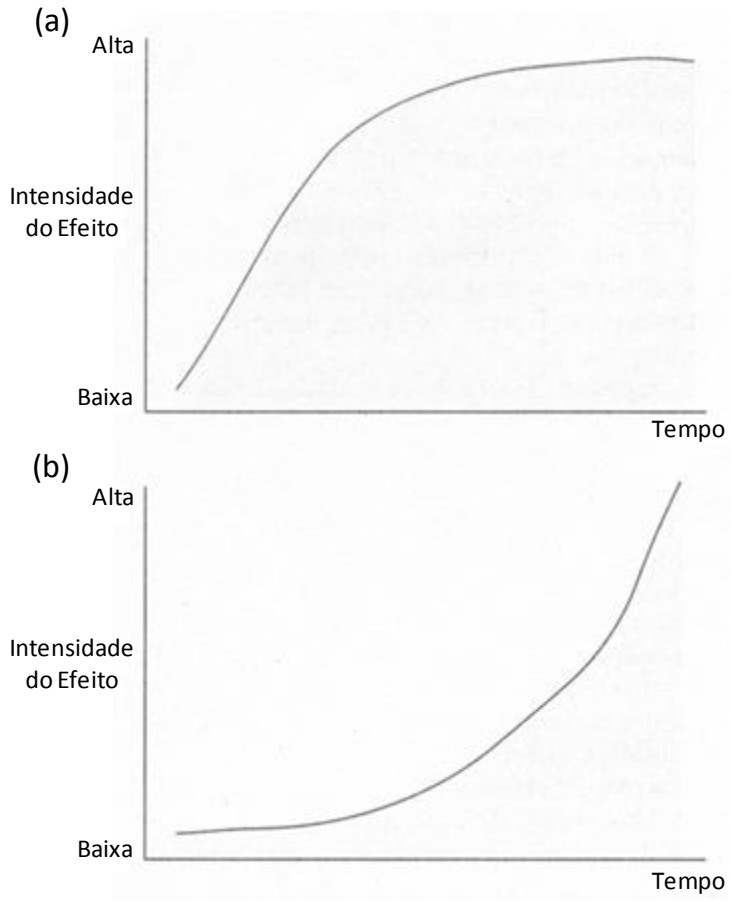


Fig.2 A medida de intensidade de bem-estar pobre ou bom está disposto contra o tempo em dois exemplos. (a) poderia ser um animal sendo abatido por meio de um método que envolve dor prolongada e outros bem-estar pobres, (b) poderia ser um animal abatido por um método que tem um efeito mais rápido (Modificado de Broom 2001b).

Onde há um impacto negativo na fig. 2, a área sob a curva de intensidade contra o tempo é a magnitude do pobre bem-estar. Quando o impacto é positivo, a magnitude do bom bem-estar é a área sob a curva.

NATURALIDADE E BEM-ESTAR

Onde naturalidade se encaixa com o conceito de bem-estar? Fraser (1999) assinalou que quando membros do publico falam sobre bem-estar animal, suas idéias incluem o funcionamento dos animais, os sentimentos dos animais e a naturalidade do ambiente. Os sentimentos, referido por Fraser e outros, se encaixam confortavelmente na definição de Broom de bem-estar, visto que são componentes importantes de mecanismos de enfrentamento[53] e de funcionamento biológico. Rollin (1990, 1995), Fraser *et al.* (1997) e Fraser (2008) têm defendido que "os animais devem ser capazes de levar uma vida razoavelmente natural" e se referem a importância da compreensão das necessidades dos animais. No entanto, eles não dizem no que a naturalidade contribui para uma definição do conceito de bem-estar ou deveria ser parte da avaliação do bem-estar. O estado de um indivíduo tentando lidar com seu meio ambiente será necessariamente depende do seu funcionamento biológico, ou dito de outra forma, de sua natureza. As condições naturais afetaram as necessidades dos animais e a evolução de mecanismos de enfrentamento na espécie. O estado de um indivíduo tentando lidar com seu ambiente dependerá do seu funcionamento biológico. As condições naturais afetaram as necessidades dos animais e a evolução de mecanismos de enfrentamento na espécie. O ambiente fornecido deverá satisfazer as necessidades do animal, mas não tem que ser o mesmo que o ambiente na natureza.

BEM-ESTAR, LEIS E SENCIÊNCIA

Nos últimos anos, a pressão pública em relação aos códigos de conduta, leis e aplicação da legislação têm aumentado em todos os países sobre: saúde humana, bem-estar animal e o impacto sobre o meio ambiente. Na Europa, uma das grandes pressões de leis etc. nessas áreas tem sido a visão de que é não civilizado permitir que as pessoas adoeçam, os animais sejam maltratados ou o ambiente danificado. Um sistema ou procedimento é sustentável se for aceitável agora e se os seus efeitos serão aceitáveis no futuro, principalmente no que se diz respeito à disponibilidade de recursos, as consequências do

[53] *Coping* (N. T.).

funcionamento e da moralidade da ação. Bem-estar animal é um dos critérios utilizados pelo público para decidir se um procedimento ou sistema é aceitável, por isso é uma consideração necessária para a sustentabilidade (Broom 2001a, 2002, 2010a). Para os consumidores e produtores de produtos de origem animal, o conceito de qualidade tem aumentado. Boa qualidade agora significa bom gosto e também algo sustentável, especialmente: aceitável em relação à saúde humana, bem-estar animal e impacto ambiental.

O termo bem-estar, embora não aplicável a objetos inanimados ou plantas, é relevante para todos os animais porque eles têm uma capacidade de detectar e responder rapidamente aos impactos sobre os ambientes, geralmente através do funcionamento do seu sistema nervoso. Embora muitas respostas de animais mais complexos são controladas por processos sofisticados em seus cérebros, os de animais mais simples também fazem parte das tentativas de lidar com o ambiente. Podemos avaliar e considerar o bem-estar de qualquer animal. Uma questão separada é sobre quais os animais que devem ser protegidos e até que ponto eles devem ser protegidos? Para a maioria das pessoas, animais com consciência são considerados dignos de maior proteção. Um ser senciente é aquele que tem alguma habilidade de: avaliar as ações dos outros em relação a si próprio e de terceiros, lembrar algumas de suas próprias ações e suas consequências, avaliar o risco, ter alguns sentimentos e ter algum grau de consciência (Broom 2006c, 2007a). As pessoas contemplam a muito tempo a senciência dos diversos animais domésticos e outros e muitas vezes pensam neles como um exemplo a seguir ou um amigo que iria ajudar e não apenas como um recurso objeto. No entanto, um coelho é visto de forma diferente conforme é considerado: um animal de estimação da família, animais de laboratório, animais criados para a produção de carne, ou um animal selvagem que se alimenta de suas colheitas. Isso não é cientificamente sólido. Um coelho é um coelho, e cada um sente dor ou tem função cognitiva.

Um desenvolvimento em relação aos conceitos de bem-estar e aplicações é a medida do bem-estar em fazendas ou outros lugares onde os animais são utilizados. Indicadores de resultados de bem-estar que podem ser utilizados pelos fiscais veterinários, agricultores e outros já foram discutidos com considerável precisão (Welfare Quality 2009 a,b,c). É provável que os progressos sejam feitos com as medidas de dor e outros aspectos do bem-estar ao serem utilizados por cientistas do bem-estar animal. As avaliações estão sendo feitos agora se considerando o risco de pobre bem-estar e da probabilidade de benefícios ao bem-estar (Smulders & Argel 2009).

REFERÊNCIAS

Benus I. 1988. Aggression and Coping. Differences in Behavioural Strategies between Aggresive and Non-aggressive Male mice. Tese de Doutoramento, University of Groningen.

Broom DM. 1981. *Biology of Behaviour.* Cambridge: Cambridge University Press.

Broom DM. 1983. The stress concept and ways of assessing the effects of stress in farm animals. *Applied Animal Ethology* 11: 79.

Broom DM. 1986. Indicators of poor welfare. *British Veterinary Journal* 142: 524-526.

Broom D M 1987 Applications of neurobiological studies to farm animal welfare. pp. 101-110. *In*: *Biology of Stress in Farm Animals: an Integrated Approach*. Wiepkema PR, van Adrichem PWM (eds.). *Current Topics in Veterinary Medicine and Animal Science* v. 42. Martinus Nijhoff: Dordrecht.

Broom DM. 1988. The scientific assessment of animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 20: 5-19.

Broom DM. 1991. Animal welfare: concepts and measurement. *Journal of Animal Science* 69: 4167-4175.

Broom DM. 1991. Assessing welfare and suffering. *Behavioural Processes* 25: 117-123.

Broom DM. 1998. Welfare, stress and the evolution of feelings. *Advances in the Study of Behav*ior 27: 371-403.

Broom DM. 1999. Animal welfare: the concept and the issues. pp. 129-142. *In*: FL Dolins FL (ed.). *Attitudes to Animals: Views in Animal Welfare*. Cambridge University Press: Cambridge.

Broom DM. 2000. Welfare assessment and problem areas during handling and transport. pp. 43-61. *In*: Grandin T. (ed.). *Livestock handling and transport*, 2nd edn. Wallingford: C.A.B.I.

Broom DM. 2001. The use of the concept Animal Welfare in European conventions, regulations and directives. *Food Chain* 2001: 148-151.

Broom DM. 2001. Coping, stress and welfare. pp. 1-9. *In*: D.M. Broom (ed.). *Coping with Challenge: Welfare in Animals including Humans.* Berlin: Dahlem University Press.

Broom DM. 2002. Does present legislation help animal welfare? *Landbauforschung Völkenrode* 227: 63-69.

Broom DM. 2003. The Evolution of Morality and Religion. Cambridge: Cambridge University Press.

Broom DM. 2006. Adaptation. *Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift* 119: 1 - 6.

Broom DM. 2006. Behaviour and welfare in relation to pathology. *Applied Animal Behaviour Science* 97: 71-83.

Broom DM. 2006. The evolution of morality. *Applied Animal Behaviour Science*, 100: 20-28.

Broom DM. 2007. Cognitive ability and sentience: which aquatic animals should be protected? *Diseases of Aquatic Organisms* 75: 99-108.

Broom DM. 2007. Quality of life means welfare: how is it related to other concepts and assessed? *Animal Welfare* 16(suppl.): 45-53.

Broom DM. 2008. Welfare assessment and relevant ethical decisions: key concepts. *Annual Review of Biomedical Sciences* 10: T79-T90.

Broom DM. 2010. Animal welfare: an aspect of care, sustainability, and food quality required by the public. *Journal of Veterinary Medical Education* 37: 83-88.

Broom DM. 2010. Cognitive ability and awareness in domestic animals and decisions about obligations to animals. *Applied Animal Behaviour Science* 126: 1-11.

Broom DM. A history of animal welfare science. *Acta Biotheoretica* (no prelo).

Broom DM, Fraser AF. 2007. *Domestic Animal Behaviour and Welfare*. 4ª ed. Wallingford: CABI.

Broom DM, Fraser AF. 2010. *Comportamento e Bem-estar de Animais Domésticos. 4ª ed., (tr. C. Molento).* São Paulo: Manole.

Broom DM, Johnson KG. 1993 (reprinted with corrections 2000). *Stress and Animal Welfare*. Dordrecht: Kluwer.

Broom DM, Molento CFM. 2004. Bem-estar animal: conceito e questões relacionadas – revisão. *Arch Vet Sci* 9: 1-11.

Broom DM, Sena H, Moynihan KL. 2009. Pigs learn what a mirror image represents and use it to obtain information. *Animal Behaviour* 78: 1037-1041.

Broom DM, Zanella AJ. 2004. Brain measures which tell us about animal welfare. A*nimal Welfare* 13: S41-S45.

Cabanac M. 1979. Sensory pleasure. *Quarterly Review of Biology* 54: 1-129.

Cabanac M. 1992. Pleasure: the common currency. *Journal of Theoretical Biology 155: 173-200.*

Cronin GM, Wiepkema PR. 1984. An analysis of stereotyped behaviours in tethered sows. *Annales de Recherches Vétérinaires* 15: 263-270.

Dantzer R, Mormède P. 1979. Le *Stress en Élevage Intensif*. Paris: Masson.

Dawkins MS. 1980. *Animal Suffering: The Science of Animal Welfare.* London: Chapman and Hall.

Dawkins MS. 1990. From an animal's point of view: motivation, fitness and animal welfare. *Behavioral and Brain Sciences* 13: 1-31.

Duncan IJH. 1993. Welfare is to do with what animals feel. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics* 6(2): 8-14.

Duncan IJH, Beatty ER, Hocking PM, Duff SRI. 1991. Assessment of pain associated with degenerative hip disorders in adult male turkeys. *Research in Veterinary Science* 50: 200-203.

Duncan IJH, Petherick JC. 1991. The implications of cognitive processes for animal welfare. *Journal of Animal Science* 69: 5017-5022.

Duncan IJH, Wood-Gush DGM. 1971. Frustration and aggression in the domestic fowl. *Animal Behaviour* 19: 500-504.

Duncan IJH, Wood-Gush DGM. 1972. Thwarting of feeding behaviour in the domestic fowl. *Animal Behaviour* 20: 444-451.

Fraser D. 1999. Animal ethics and animal welfare science: bridging the two cultures. *Applied Animal Behaviour Science* 65: 171-189.

Fraser D. 2008. *Understanding Animal Welfare: the Science in its Cultural Context.*

Chichester: Wiley Blackwell.

Fraser D, Weary DM, Pajor EA, Milligan BN. 1997. The scientific conception of animal welfare that reflects ethical concerns. *Animal Welfare* 6: 187-205.

Gentle MJ. 1986. Neuroma formation following partial beak amputation (beak-trimming) in the chicken. *Research in Veterinary Science* 41: 383-385.

Hagen K, Broom DM. 2004. Emotional reactions to learning in cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 85: 203-213.

Harrison R. 1964. *Animal Machines.* London: Vincent Stuart.

Hemmer H. 1983. *Domestikation: Verarmung der Merkwelt.* Braunschweig: Vieweg.

Hughes BO. 1982.The historical and ethical background of animal welfare. How well do our animals fare? pp. 1-9. In: Uglow J (ed.). *Proc. 15th Annual Conference of the Reading University Agricultural Club, 1981*.

Hughes B O, Duncan IJH. 1988. Behavioural needs: can they be explained in terms of motivational models? *Applied Animal Behaviour Science* 20: 352-355.

Keeling L, Jensen P. 2002. Behavioural Disturbances, Stress and Welfare. pp. 79-98. In: Jensen P (ed.). *The Ethology of Domestic Animals*. Wallingford: CABI.

Kendrick KM, Baldwin BA. 1987. Cells in the temporal cortex of sheep can respond preferentially to the sight of faces. *Science* 236: 448-450.

Kendrick KM, Atkins K, Hinton MR, Borad KD, Fabre-Nys C, Keverne B. 1995. Facial and vocal discrimination in sheep. *Animal Behaviour* 49: 1665-1676.

Kendrick KM, da Costa AP, Leigh AE, Hinton MR, Peirce JW. 2001. Sheep don't forget a face. *Nature* 414: 165-166.

Kirkden RD, Edwards JSS, Broom DM. 2003. A theoretical comparison of the consumer surplus and the elasticities of demand as measures of motivational strength. *Animal Behaviour* 65: 157-178.

Knowles TG, Broom DM. 1990. Limb bone strength and movement in laying hens from different housing systems. *Veterinary Record* 126: 354-356.

Koolhaas JM, Schuurmann T, Fokema DS. 1983. Social behaviour of rats as a model for the psychophysiology of hypertension. pp. 391-400. *In*: Dembrowski TM, Schmidt TH, Blumchen G (eds.). *Biobehavioural Bases of Coronary Heart Disease*. Karger: Basel.

Lutgendorf SK. 2001. Life, liberty and the pursuit of happiness: good welfare in humans. pp. 49-62. *In*: Broom DM (ed.). *Coping with Challenge: Welfare in Animals including Humans*. Dahlem University Press Berlin.

Manser CE, Elliott H, Morris TH, Broom DM. 1996. The use of a novel operant test to determine the strength of preference for flooring in laboratory rats. *Laboratory Anim*als 30: 1-6.

Marchant JN, Broom DM. 1996. Effect of dry sow housing conditions on muscle weight and bone strength. *Animal Science* 62: 105-113.

Mason GJ. Cooper JJ, Clarebrough C. 2001. Frustrations of fur-farmed mink. *Nature* 410: 35-36.

Mason JW. 1968. A review of psychoendocrine research on the pituitary adrenal cortical system. *Psychosomatic Medicine* 30: 576-607.

Mendl M, Zanella AJ, Broom DM. 1992. Physiological and reproductive correlates of behavioural strategies in female domestic pigs. *Animal Behaviour* 44: 1107-1121.

Moberg GP. 1985. Biological response to stress: key to assessment of animal well-being? pp. 274-49. *In*: Moberg GP (ed.). *Animal Stress*. American Physiological Society: Bethesda Md.

Morton DB, Griffiths PHM. 1985. Guidelines on the recognition of pain, distress and discomfort in experimental animals and an hypothesis for assessment. *Veterinary Record* 116: 431-436.

Mount LE. 1979. *Adaptation to Thermal Environment*. London: Edward Arnold.

Norgaard-Nielsen G. 1990. Bone strength of laying hens kept in an alternative system, compared with hens in cages and on deep litter. *British Poultry Science* 31:81-89.

Panksepp J. 1998. *Affective Neuroscience. The Foundation of Human and Animal Emotion.* New York: O.U.P.

Panksepp J. 2005. Affective consciousness: core emotional feelings in animals and humans. *Consciousness and Cognition* 14: 30-80.

Price EO. 2002. *Animal Domestication and Behaviour*. Wallingford: CABI.

Regan T. 1990. pp. 176-186. *In*: Clarke and Linzey (eds.). *Political Theory and Animal Rights.* London: Pluto Press.

Ridley M. 1996. *The Origins of Virtue.* London: Viking.

Selye H. 1956. *The Stress of Life.* New York: McGraw Hill.

Smulders FJM, Algers B (eds.). 2009. *Welfare of Production Animals: Assessment and Management of Risks*. Wageningen: Wageningen Academic Publishers.

Stilwell G, Carvalho RC, Lima MS, Broom DM. 2009. Effect of caustic paste disbudding, using local anaesthesia with and without analgesia, on behaviour and cortisol of calves. *Applied Animal Behaviour Science* 116: 35-44.

Toates F, Jensen P. 1991. Ethological and psychological models of motivation: towards a synthesis. pp. 194-205. *In*: Meyer JA, Wilson S (eds.). *Farm Animals to Animats*. MIT Press: Cambridge.

Thorpe WH. 1965. The assessment of pain and distress in animals. Appendix III. *In*: Brambell FWR (chairman). *Report of the Technical Committee to Enquire into the Welfare of Animals Kept under Intensive Husbandry Conditions.* London: H.M.S.O.

Waal F de. 1996. *Good Natured*. Cambridge Mass: Harvard University Press.

Welfare Quality. 2009. *Welfare Quality assessment protocol for cattle.* Welfare Quality Consortium: Lelystad, Netherlands.

Welfare Quality. 2009. *Welfare Quality assessment protocol for pigs.* Welfare Quality Consortium: Lelystad, Netherlands.

Welfare Quality. 2009. *Welfare Quality assessment protocol for poultry.* Welfare Quality Consortium: Lelystad, Netherlands.

Capítulo 17

PRÁTICAS PARA O ENSINO DO COMPORTAMENTO ANIMAL

Arrilton Araújo

arrilton@gmail.com

Fívia de Araújo Lopes

fivialopes@gmail.com

Maria de Fátima Arruda

mariadefarruda@gmail.com

Departamento de Fisiologia, Centro de Biociências

Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN, Natal, RN, Brasil

Gilson Luiz Volpato

gilvolp@gmail.com

Departamento de Fisiologia, Instituo de Biociências

Universidade Estadual Paulista, UNESP, Botucatu, SP

INTRODUÇÃO

Embora um grande impulso no estudo do comportamento animal tenha ocorrido quando Konrad Lorenz, Nikolaas Tinbergen e Karl Von Frisch foram laureados com o prêmio Nobel, em 1976, hoje o reconhecimento da importância dessa área ultrapassa os limites dos modismos. Ao lado do crescente interesse que os estudos sobre o comportamento animal vêm despertando na comunidade, em parte por tratar de fenômenos facilmente observáveis no cotidiano das pessoas, as aplicações práticas desses estudos estão cada vez mais reconhecidas. Manejos de fauna, cuidados em zoológicos, biotérios e em criações zootécnicas estão hoje entre os principais direcionadores do estudo do comportamento animal.

Nesse ambiente, a formação de cientistas e outros profissionais na área de comportamento animal se torna imperativa. Sem essa perspectiva a continuidade e crescimento do processo formativo não ficam assegurados. No entanto, a forma de condução desse processo deve ser meticulosamente discutida. Como em muitos outros temas educacionais, a formação de um profissional numa determinada área envolve reflexões e posturas críticas para que a atividade não se perca no pragmatismo do "como fazer?", mas adentre também nas temáticas sobre "que tipo de profissional estamos formando?" e "o que esse profissional deve aprender?".

O ensino formal repercute há vários anos na temática precária de um orador e vários ouvintes, levando com isso à criação de mentes pouco criativas e passivas frente às novas conquistas e questões. Modell (1996) já lembrava que a busca por um ambiente de aprendizagem ativa em ciência não é uma problemática nova. Isso reforça que o ensino tradicional não cumpre as exigências para a formação de mentes mais críticas e independentes, como requerido na formação de cientistas. Assim, alternativas de ensino têm sido propostas. Segundo Brown *et al*. (1989), há um envolvimento cognitivo muito positivo quando os aprendizes estão engajados em questões e atividades-problema que lhes sejam significativas. É nesse contexto que a aprendizagem pode se tornar um processo no qual o aluno participa ativamente na aquisição do conhecimento.

Uma abordagem atualmente em moda é a aprendizagem baseada em problemas (*Problem Based learning* – PBL), uma postura pela qual devem-se apresentar questões aos alunos, os quais elaboram hipóteses e as avaliam pela literatura, seguindo-se daí um sistema de idas e vindas, consultas a especialistas e discussões, culminando com as

conclusões finais que sintetizam a resposta à questão. Nessa metodologia, mais que uma forma menos usual, está embutido o conceito de uma aprendizagem ativa (nos termos de Cross 1987), pela qual o aluno aprende que frente ao desconhecido deve criar idéias, testá-las e concluir, ou seja, aprende justamente a base do processo científico (vide capítulo 2).

Na busca para a formação de profissionais críticos, a aprendizagem ativa é fundamental, seja ela na forma em que for ministrada. Mas uma coisa parece certa, o envolvimento emocional dos alunos com o tema a ser aprendido é necessário (Freitas 2004, Modell 2004). Uma vez que a curiosidade permeia o estudo do comportamento animal, ela não seria apenas a base para a compreensão do comportamento, mas também para o próprio desenvolvimento dos estudos nessa área.

A etologia é caracterizada por fenômenos observáveis (Tinbergen 1963; vide capítulos 2 e 3). Desse modo, nada mais lógico do que estudar o comportamento animal utilizando não apenas a abordagem teórica, mas também a abordagem prática, a fim de preparar o aluno de forma mais abrangente e mais consistente nessa área do conhecimento, uma vez que ela oferece um aprendizado com o aluno imerso e interagindo diretamente com o objeto do estudo.

Um outro aspecto a se considerar na formação de um conhecedor do comportamento animal é ter em mente uma questão: "o que ensinar?". Antes de mais nada, ele deve conhecer as leis que regem o comportamento, tendo o animal apenas como uma matéria prima para essa compreensão. É esse ensino mais geral que lhe permitirá elaborar conclusões, estabelecer medidas práticas e ter as bases necessárias para tentar entender o comportamento de um animal em particular. E isso deve ser vivenciado pelo aluno.

O entendimento das generalizações (hipóteses, teorias, leis etc.) sobre o comportamento animal é um fascinante desafio à intelectualidade humana. Não basta saber o que o animal faz, mas qual a lei geral que melhor expressa esse "fazer". No capítulo 2, vimos que a ciência do comportamento busca exatamente esse tipo de compreensão. Não basta saber que quando entramos no laboratório para alimentar os animais eles nos percebem e já emitem comportamentos que evidenciam a espera pelo alimento. É necessário compreendermos os princípios biológicos desse fato, o que nos leva à compreensão das leis do condicionamento, por exemplo. É este último conhecimento que nos permite avaliar, entender e explicar comportamentos condicionados específicos em situações diversas. Do contrário, estaríamos tentando

memorizar vários padrões comportamentais, sem entender seus elementos causais (causas últimas e próximas – vide capítulo 1) e significados biológicos. Em disciplinas com vasto conteúdo de conhecimento específico, como fisiologia e morfologia, é importante enfatizar ao aluno os conceitos fundamentais (O'Drobinaki & Woods 2002). O mesmo parece válido para o estudo do comportamento animal, onde há uma variedade de padrões motores do comportamento e é fundamental discernir entre esses padrões e as leis gerais subjacentes.

Nesse sentido, as aulas que apresentamos neste capítulo visam propiciar que os alunos descubram e entendam algumas leis do comportamento, ou generalizações para seu estudo, numa perspectiva de aprendizagem ativa. Evidentemente, muitas aulas poderiam ser acrescentadas, mas não é o número delas que fará diferença. Elas apenas exemplificam as posturas mais gerais que queremos enfatizar para a formação de profissionais adequados para o nosso país. É nosso interesse imediato possibilitar que essas aulas apresentadas sirvam de estímulo para que outras possam ser pensadas, dentro das posturas educacionais acima apresentadas.

RELAÇÃO DE PRÁTICAS

PRÁTICA 1: CONSTRUÇÃO DE ETOGRAMA

Introdução

O etograma é um catálogo de categorias que compõem o repertório comportamental de um animal (espécie, grupo, sexo etc.). Consiste na identificação das categorias comportamentais e na sua descrição detalhada, precisa e objetiva. Envolve também a classificação dessas categorias em ordens mais ou menos gerais. Pode incluir a quantificação (freqüência ou duração) de cada categoria.

É uma ferramenta importantíssima para o estudo do comportamento, pois essas categorias podem ser comparadas e mesmo quantificadas, avaliando-se esse perfil dos animais em diferentes condições (vide capítulo 3). Por exemplo, podemos fazer um etograma do comportamento agressivo de uma espécie, incluindo aí 7 tipos de confrontos. Numa situação experimental, podemos avaliar os efeitos que algumas variáveis têm sobre esse etograma, como efeitos do sexo dos animais, idade, densidade populacional, contaminação por poluentes etc. Da mesma forma que comparamos essas categorias, podemos quantificar a freqüência com que cada uma aparece e, então,

avaliar fatores que podem afetar essas freqüências (por exemplo, aumentar um tipo e diminuir outro etc.).

Objetivo

O objetivo desta prática é treinar o aluno na identificação e definição dos comportamentos que compõem o repertório comportamental de uma espécie animal, e em seguida classificá-los como categorias comportamentais.

Material

Tendo em vista a espécie animal que o professor utiliza nos seus estudos ou acessível em campo ou em cativeiro, escolha um grupo/agrupamento que possa ser facilmente observado. Caso os animais fiquem expostos no ambiente em que vivem, criar um anteparo para evitar que a presença dos observadores interfira na expressão natural do comportamento dos animais. É interessante atentarmos para a expressão comportamental da espécie escolhida, que deve ser bastante evidente para permitir o melhor desenvolvimento da atividade prática.

Será necessário ainda, caneta, cronômetro e um bloco de papel para fazer as anotações e esboçar uma planilha onde deverão ser registrados os comportamentos e a seqüência das atividades.

Cuidados

Ao descrever as categorias de um etograma, a linguagem deve ser essencialmente objetiva. Ou seja, não se deve usar expressões que requeiram interpretação subjetiva (que necessitam de um referencial que não é fornecido). Por exemplo, evite palavras como “vagarosamente”, “bastante”, “grande”, “próximo”, “distante” etc. Palavras como essas e similares podem ser entendidas de forma diferente daquela que o descritor pretendia. O que pode ser “próximo” para um observador, pode não ser para outro. Nesse caso, é preferível dizer, por exemplo, que os animais estavam próximos (até uma medida de comprimento corporal) um do outro. Aqui fica claro o que se quer dizer por próximo.

Outro problema de objetividade é distinguir claramente o que foi observado e o que é interpretação sobre o observado. Deve-se relatar apenas o que foi observado. Por exemplo, descreva que o cão abana a cauda, mas não antropomorfise esse padrão (evite

dizer que está “feliz” ou “ansioso”). Durante as observações, deve-se evitar ao máximo a interferência do observador.

As descrições devem ser repetidas em mais animais, caracterizando uma amostra válida para o nível que se quer inferir (espécie, grupo, gênero, status etc.) (vide capítulo 2). Analisar repetidas vezes um mesmo animal não garante esse tipo de réplicas.

Procedimento

Observe o grupo/agrupamento durante um intervalo de tempo pré-estabelecido. Em seguida, escolha um indivíduo e observe-o durante 10 min tentando identificar os comportamentos do mesmo. Uma vez identificados os comportamentos, tente defini-los. Ao concluir esta etapa, observe então o indivíduo por mais 10 min, registrando as suas atividades ao longo desse período. Se no grupo/agrupamento há indivíduos de ambos os sexos ou de diferentes faixas etárias, repita a etapa anterior para cada sexo e faixa etária.

Sugestões de discussão

Após a prática, espera-se que o aluno consiga demonstrar a importância da identificação e da definição das categorias que compõem o repertório comportamental de uma espécie animal, contextualizando-a no desenvolvimento de um projeto de pesquisa. A partir de então, será possível questionar: Por que é necessário conhecer o repertório de uma espécie animal antes de se iniciar um projeto de pesquisa com a mesma? Como definir o repertório comportamental de uma espécie animal? Existem diferenças comportamentais entre gêneros e entre faixas etárias?

Sugestões de leitura: textos 1, 2, 6, 10, 12, 13 e 15 (ver relação ao final).

PRÁTICA 2: TÉCNICAS DE OBSERVAÇÃO

Introdução

Para estudar o comportamento de uma espécie animal, o primeiro passo é conhecer efetivamente o seu repertório comportamental (etograma). O passo seguinte é definir como vão ser registradas as atividades que compõem esse repertório. As técnicas de registro permitem a coleta de dados para se obter informações representativas da espécie ou da população estudada.

Um grande avanço na forma de registro dos dados se deu a partir da publicação de Jeanne Altmann em 1974, com a sistematização das técnicas de registro para o estudo do homem e de outras espécies de animais. Além da descrição detalhada de diversas técnicas, essa autora aponta as vantagens e desvantagens de cada uma delas, bem como erros metodológicos na área, tais como o registro de atividades comportamentais mais visíveis, em detrimento de outras realizadas de forma discreta.

Porém, um dos fatores de erro mais comum é a confusão entre duas classes de comportamentos – os *estados* e os *eventos* (vide também o capítulo 2). A diferenciação errada entre essas duas classes interfere diretamente sobre a forma de registro comportamental e, conseqüentemente, sobre a análise de resultados obtidos e a sua interpretação. A caracterização de um comportamento em estado ou evento depende de dois fatores: o primeiro é a sua duração real, com comportamentos de duração muito curta sendo freqüentemente classificados como eventos. O segundo fator é a decisão arbitrária do observador que registrará os comportamentos como evento ou estado. No entanto, o observador deverá ter claro que ele pode registrar estados como eventos sem que isso venha a ser considerado um erro metodológico.

Objetivo

O objetivo desta prática é treinar o aluno nos diferentes tipos de técnicas de registro utilizadas no estudo do comportamento, tendo como base a sua expressão como evento ou como estado comportamental.

Cuidados

Um dos primeiros cuidados que se deve ter é o de descrever as categorias comportamentais a serem registradas de forma clara; somente a partir de uma definição precisa do que será observado será possível aplicar as técnicas de forma adequada.

Além disso, é importante caracterizar se o comportamento é um evento ou um estado, uma vez que isso será importante para a escolha da técnica de registro comportamental mais adequada.

Procedimento

Baseado nos conhecimentos previamente adquiridos sobre as técnicas empregadas na observação comportamental (vide as técnicas de registro descritas no capítulo 3), os seguintes passos deverão ser seguidos para a realização da atividade prática:

- Definir a espécie, o número de indivíduos e a duração dos períodos de observação.
- Observar os indivíduos utilizando a técnica de ***ad libitum***.
- A partir dessa observação, escolher um conjunto de categorias comportamentais realizadas pelo(s) indivíduo(s) observado(s) e defini-las por escrito.
- Após a escolha e definição das categorias comportamentais, voltar a observar os mesmos indivíduos utilizando a técnica de **focal contínuo**. Totalizar a freqüência e duração das categorias ao final do período de observação.
- Depois de concluída essa fase, observar os mesmos indivíduos utilizando a técnica de **focal instantâneo** (***focal time sampling***) com registro em intervalos pré-estabelecidos. Concluída a observação, totalizar a freqüência dos comportamentos e calcular uma estimativa para a duração dos mesmos.
- Repetir a observação com registro em intervalos pré-estabelecidos utilizando a técnica de **varredura** (***scan sampling***). Totalizar a freqüência dos comportamentos e calcular uma estimativa para a duração dos mesmos.
- Após esta última fase, escolher um comportamento e observar os indivíduos empregando a técnica do **um-zero** (***one-zero***) com registro em intervalos pré-estabelecidos. Concluída a observação, totalizar a freqüência do comportamento.

Sugestões de discussão

Após a conclusão de todas as fases, compare cada técnica de observação, apontando:

- Vantagens e desvantagens;
- Quais técnicas são mais apropriadas para a espécie;
- Quais técnicas são mais apropriadas para estudo no campo e em situação de cativeiro/laboratório;
- Quais técnicas são mais apropriadas para estudo de indivíduo ou de grupo.

Sugestões de leitura: textos 1, 2, 6, 10, 12, 13 e 15 (ver relação abaixo).

PRÁTICA 3: COMUNICAÇÃO: REGISTRO DE SINAIS DE COMUNICAÇÃO

Introdução

A comunicação animal implica na transferência de informação entre indivíduos, sendo portanto a base para os diferentes tipos de interação que permeiam a organização social de uma espécie. No capítulo 7 está discutido amplamente os vários aspectos da comunicação. Aqui nos preocuparemos apenas com a questão do registro de alguns dos tipos explicitados nesse capítulo. Como componentes básicos deste processo, podemos destacar: o indivíduo que emite um sinal (o emissor), o sinal de comunicação (a informação) e o indivíduo que recebe a informação (o receptor). Entre os tipos de comunicação, podemos destacar a comunicação: visual, química, acústica, elétrica e tátil. Os canais de comunicação apresentados por uma espécie animal foram moldados ao longo da sua história evolutiva, de modo que as características da transferência de informação intra-específica são espécie-específicas.

Objetivo

O objetivo desta atividade prática é identificar os tipos de comunicação utilizados por uma espécie animal, atentando para os contextos em que são registrados os diferentes sinais de comunicação.

Cuidados

Evitar que a presença do observador represente um fator de interferência na interação entre os animais estudados. Além disso, descrever os sinais numa linguagem essencialmente objetiva, evitando o caráter interpretativo. Por último, atentar para as diferenças de canais sensoriais que existe entre a nossa espécie e as demais, que pode limitar a identificação de alguns sinais apresentados pela espécie escolhida.

Procedimento

O procedimento proposto a seguir pode ser adequado para várias espécies, atendendo às especificidades de cada uma. Durante um intervalo de tempo pré-estabelecido, observe um grupo de indivíduos da espécie escolhida para tentar identificar comportamentos que possam ser indicativos de passagem de informação

entre eles, tais como movimentos de partes ou de todo o corpo, exibição de alguma estrutura anatômica, emissão de sons, marcações químicas etc.

A seguir, selecione os indivíduos machos e fêmeas e observe-os nos seguintes contextos:

a) Introdução de um macho estranho em gaiola ou arena onde se encontra um casal de adultos, por um intervalo de tempo pré-estabelecido. Retirar o intruso e deixar o casal só, por igual período.
b) Introdução de uma fêmea estranha em gaiola ou arena onde se encontra um casal de adultos, por um intervalo de tempo pré-estabelecido. Retirar o intruso e deixar o casal só, por igual período.
c) Introdução de animal estranho do mesmo sexo, e a seguir, do sexo oposto, em gaiola onde se encontra um macho adulto solitário por um intervalo de tempo pré-estabelecido.
d) Introdução de um animal estranho do mesmo sexo, e a seguir, do sexo oposto, em gaiola onde se encontra uma fêmea adulta solitária por um intervalo de tempo pré-estabelecido.

Imediatamente após a introdução do(a) intruso(a), observar a reação de cada um dos componentes do par (ou do indivíduo solitário) e do animal intruso, de modo a identificar os comportamentos que possam ser caracterizados como sinal acústico, sinal químico, sinal visual ou tátil, conforme definidos anteriormente e outros que você identifique como tal. Registrar a freqüência de todos os comportamentos.

Como segunda etapa, observar durante um intervalo de tempo pré-estabelecido, um grupo com indivíduos jovens ainda em fase de dependência, na presença de um intruso ou na presença de um potencial predador. Registrar a freqüência de todos os comportamentos. Identificar os indivíduos envolvidos nas interações e o contexto das mesmas.

Numa terceira etapa, observar um grupo de adultos e jovens no momento de introdução do alimento. Registrar a freqüência de todos os comportamentos caracterizados acima como sinais de comunicação.

Sugestões de discussão

- Os tipos de comunicação identificados na espécie e a relação com o contexto e com o seu ambiente natural.

- Comparação com a expressão dos sinais de comunicação em outras espécies animais.
- A consistência do sinal como forma de transferência de informação; a não variabilidade na sua expressão quando da sua repetição.

Sugestões de leitura: textos 1, 4, 5, 6, 7, 9, 12, 14, 16, 18 (ver relação abaixo).

PRÁTICA 4: COMUNICAÇÃO QUÍMICA - OLFAÇÃO

Introdução

Nos mamíferos, a quimiorrecepção tem papel importante em diversas atividades, como a alimentação e a reprodução. Na atividade alimentar, a olfação intervém na detecção de fontes alimentares e na gustação. Da mesma forma, durante a atividade sexual, grande parte dos mamíferos utiliza a olfação na procura de parceiros sexuais e na detecção da fase do ciclo reprodutivo, com implicações importantes na fisiologia e no comportamento.

Para a emissão de sinais de comunicação por via olfativa, os mamíferos utilizam algumas secreções (glândulas da região facial, torácica e anogenital) ou excreções (urina, fezes, saliva). Para a recepção dos sinais químicos, utilizam em geral dois sistemas: o sistema olfativo principal e o sistema olfativo acessório. Diferentemente da maioria dos mamíferos, os primatas (homem incluído) são animais que utilizam predominantemente a visão para obter informações necessárias para a sua sobrevivência. No entanto, o sistema de comunicação química tem relativa importância, mesmo para os primatas diurnos como o homem.

Objetivo

Demonstrar no homem, uma das espécies que mais utiliza a visão na Ordem Primates, a utilização do sistema olfativo, através da discriminação de odores de congêneres de sexos diferentes.

Material

- 03 Camisetas brancas sem uso anterior.

Cuidados

Evitar a interferência de odores artificiais no momento da realização da coletas de dados.

Procedimento

Duas das camisetas deverão ser usadas, respectivamente, por um homem e por uma mulher durante 24 horas ininterruptas. Após iniciar o uso da camiseta, os usuários não poderão utilizar desodorante, perfume, ou qualquer outro tipo de substância visando modificar o odor corporal. Recomenda-se escolher pessoas jovens e, com relação à mulher, especificamente, que não faça uso de anticoncepcionais e não esteja grávida.

Após 24 horas de uso, recolha as camisetas, dobre-as e coloque-as em caixas ou sacos plásticos separados com uma abertura suficiente para que o odor possa ser percebido. Os alunos não devem saber qual camiseta foi usada e por qual sexo.

Coloque-as lado a lado, juntamente com a terceira camiseta não utilizada, sobre uma mesa. Solicite a alunos do sexo masculino e do sexo feminino, em igual número, que identifiquem, a partir da percepção de odor, quais camisetas foram usadas e o sexo dos usuários das camisetas.

Durante a identificação olfativa, o voluntário deverá cheirar a camiseta a uma distância mínima de 15 cm e durante um período de no máximo 10 segundos. Entre a identificação das camisetas, mantenha um intervalo de 10 a 15 segundos. Registre as indicações dos alunos e calcule o percentual de acertos para cada condição.

Sugestões de discussão

- Discutir os resultados enfatizando o papel da olfação na atividade reprodutiva animal e humana, e a sua relação com feromônios.
- Avaliar o papel da olfação tendo como base os aspectos evolutivos e filogenéticos que a caracterizam.

Sugestões de leitura: textos 1, 4, 5, 6, 7, 9, 12, 14, 16, 18 (ver relação abaixo).

PRÁTICA 5: LUTA RITUALIZADA

Introdução

Entre as diferentes formas de comunicação animal estão as exibições de partes do corpo do indivíduo, movimentos e vocalizações. Um aspecto importante na transmissão desses sinais é a ritualização na sua expressão, caracterizada por um padrão estereotipado de exibição. A estereotipia facilita a identificação do sinal, que se mostra repetitivo na sua expressão e exagerado em forma. Em alguns contextos de interação entre membros de uma espécie, podemos ilustrar de forma bastante evidente a ritualização dos sinais de comunicação, entre eles, o de competição entre indivíduos na obtenção de recursos alimentares, na defesa de território ou de parceiros de acasalamento. A competição entre indivíduos é expressa através de comportamentos indicativos de ameaça e de submissão, que abrange um conjunto de sinais indicativos do estado motivacional de cada indivíduo envolvido. Assim, a disputa pode se desenvolver em passos ritualizados que indicam o nível de agonismo de cada participante de modo que a condição "extrema" seria caracterizada pelo ataque propriamente dito.

Objetivo

Esta prática consiste na observação de luta ritualizada, utilizando exemplares do peixe beta (*Beta splendens*) machos, com o objetivo de demonstrar a variedade de comportamentos que se manifestam de modo estereotipado em função do contexto.

Material

- Um par de aquários (25x20x15 cm) para cada grupo de alunos.
- 01 adulto macho por aquário.
- Espelhos
- Objetos coloridos e brancos, de preferência peixes artificiais, apresentando tamanho equivalente ao do sujeito experimental.

Cuidados

Evitar objetos coloridos nas proximidades do aquário, que possam servir de estímulos visuais para os animais e atentar para a duração de cada janela de observação

para evitar a exposição acentuada dos animais experimentais aos estímulos apresentados.

Procedimento

A prática é subdividida em etapas, com intervalos de tempo pré-estabelecidos.

FASE I

Observação livre (*Ad libitum*): Nesta fase, o peixe beta deverá ser observado numa situação neutra. O observador deverá dirigir atenção para a movimentação, coloração e volume corporal do animal. Em seguida, deverá categorizar os comportamentos que serão observados nas fases seguintes e a definição da técnica de registro.

FASE II

O animal diante do espelho: Deverá ser colocado um espelho diante do aquário de modo que a imagem do peixe seja refletida para o seu interior. Com base na definição prévia dos comportamentos e da técnica de registro, deverão ser anotadas possíveis alterações no padrão comportamental do animal focal.

FASE III

Comparação de situações competitivas: Esta fase será subdividida nas seguintes etapas:

a) Observação do beta sozinho;
b) Observação do beta diante de outro indivíduo. Nesta etapa, os aquários devem ser alinhados na face de maior comprimento;
c) Observação do beta após o encontro com o outro indivíduo;
d) Observação do beta diante do estímulo artificial colorido;
e) Observação do beta após a apresentação do estimulo artificial colorido;
f) Observação do beta diante do estimulo artificial de cor branca;
g) Observação do beta após a apresentação do estímulo artificial de cor branca.

Sugestões de discussão

- Discutir a função da ritualização

- Comparar as respostas do animal diante do espelho, do congênere e de modelos artificiais.
- Comparar as respostas em função das cores dos objetos artificiais.

Sugestões de leitura: textos 1, 6, 7, 11, 12, 14, 16, 18 (ver relação abaixo).

PRÁTICA 6: FORRAGEAMENTO: CUSTOS E BENEFÍCIOS

Introdução

A busca do alimento é crítica para a sobrevivência do animal. Encontrar o alimento e ingeri-lo caracterizam o forrageio, atividade quer requer um investimento do indivíduo para a sua obtenção. Assim, o animal deverá avaliar, tendo como base a relação custos *versus* benefícios, o quanto ele deverá investir na atividade para otimizá-la, de modo a maximizar os seus benefícios. Os animais utilizam diferentes estratégias para otimizar o forrageio, cuja avaliação por parte do indivíduo pode resultar em decisão entre a menor ou maior exploração do ambiente, entre a defesa ou não de um território ou do próprio recurso, entre a busca em maiores ou menores intervalos de tempo, para preencher os requerimentos energéticos condizentes com o estado fisiológico adequado para a interação com o seu ambiente físico e social.

Objetivo

Demonstrar a existência de otimização no processo de escolha e decisão durante a atividade de busca e ingestão de alimento, baseada numa relação custo-benefício.

Material

- Quatro depósitos pequenos (**A**, **B**, **C**, **D**), de mesmo volume e com abertura suficiente para que uma mão possa penetrar em seu interior.
- Um depósito (**E**) com o dobro do volume e abertura com relação aos anteriores.
- Um depósito (**F**), também com o dobro do volume, porém apresentando a abertura suficientemente reduzida para dificultar a introdução de uma mão.
- Todos os depósitos deverão ser transparentes e com a mesma tonalidade.

- Doces ou salgados, diferindo apenas no tamanho (**1** e **2**), porém com a mesma composição, sabor, odor, cor e consistência.

Cuidados

Os voluntários não devem ter tido uma refeição substancial antes da atividade prática. É importante que sejam do mesmo sexo e, no caso do sexo feminino, não incluir grávidas entre os voluntários.

Procedimento

Deverão ser escolhidos três alunos de mesmo sexo, antes de iniciada a atividade prática. Estes alunos deverão sair do laboratório enquanto o professor estiver explicando o procedimento ao restante da turma.

Fase I

O professor disporá os depósitos **A**, cheio do alimento do tipo **1** (tamanho pequeno) e **B,** cheio de alimento do tipo **2** (tamanho grande). Os alunos que permaneceram na sala deverão ser orientados para que anotem quantos itens cada voluntário apanhou e comeu, o tamanho e de qual depósito.

Em seguida, um dos alunos voluntários deverá ser chamado. Ser-lhe-á dito que durante 5 minutos, ele poderá comer quantos itens quiser, de qualquer um dos dois depósitos. No entanto, não poderá deslocar ou retirar os depósitos da mesa. Depois de encerrada esta fase, mantenha o voluntário na sala para evitar o contato com os demais voluntários que ainda deverão estar fora do laboratório.

Fase II

Após a conclusão da Fase I, os depósitos deverão ser retirados da mesa. O professor disporá os depósitos **C** e **E** sobre a mesa, os quais deverão ser abastecidos com os tipos de alimento **1** e **2,** em igual quantidade, de forma misturada. Os 2 depósitos deverão conter a mesma quantidade de ítens. Mais uma vez, os alunos deverão anotar quantos itens o voluntário apanhou e comeu, o tamanho, e de qual depósito.

O segundo aluno voluntário deverá ser chamado. Ser-lhe-á dito que durante 5 minutos, poderá comer quantos itens quiser, de qualquer um dos dois depósitos. No entanto, não poderá deslocar ou retirar os depósitos da mesa. Depois de encerrada esta

fase, mantenha o aluno voluntário na sala para evitar o contato com o terceiro voluntário, que ainda deverá estar fora do laboratório.

Fase III

Após a conclusão da Fase II, os depósitos deverão ser retirados da mesa. O professor disporá os depósitos **D** e **F** sobre a mesa, os quais deverão ser abastecidos com os tipos de alimento **1** e **2,** em igual quantidade, de forma misturada. Os 2 depósitos deverão conter a mesma quantidade de itens. Mais uma vez, os alunos deverão anotar quantos itens o voluntário comeu, o tamanho, e de qual depósito.

O terceiro voluntário deverá ser chamado. Durante 5 minutos, ele poderá comer quantos itens quiser, de qualquer um dos dois depósitos. No entanto, não poderá deslocar ou retirar os depósitos da mesa.

Sugestão de discussão

Os resultados podem ser discutidos com base no modelo de custo-benefício da atividade de forrageamento e da tomada de decisão que cada indivíduo é induzido a fazer no transcorrer de suas atividades diárias. Há dessa forma a possibilidade para a introdução do conceito e da aplicação dos modelos de otimização, no caso específico "*optimal foraging theory*".

Sugestões de leitura: textos 1, 6, 9, 12, 14, 16, 18 (ver relação abaixo).

PRÁTICA 7: CONFUSÃO/DILUIÇÃO COMO ESTRATÉGIA ANTI-PREDATÓRIA

Introdução

A relação presa-predador está baseada no conflito de interesses entre as duas partes envolvidas no processo. A presa é crítica para a sobrevivência do predador enquanto a fuga é critica para a sobrevivência da presa. Neste cenário, temos estratégias e contra-estratégias utilizadas pelas espécies envolvidas, as quais são importantes para o resultado de cada interação presa-predador. As presas podem adotar diversas estratégias de anti-predação, tais como camuflagem, mimetismo ou estratégias de agrupamento gerando o efeito de diluição ou confusão durante a fuga.

Objetivo

Demonstrar os efeitos da confusão e diluição na interação presa-predador.

Material

- 20 bolas plásticas, todas com tamanho e cor semelhantes. Duas das 20 bolas devem receber uma marcação específica para serem identificadas como as "presas".

Cuidados

Na simulação é importante que haja um limite de área de realização da atividade. Áreas muito amplas podem dificultar a percepção do efeito esperado. Além disso, cada jogador deve atirar as "presas" necessariamente na direção do outro jogador.

Procedimento

ETAPA PREPARATÓRIA

- Escolher cinco alunos, dois jogadores, dois abastecedores (alunos que apanharão as bolas para repassá-las aos jogadores) e um interceptador ("predador");
- Os dois jogadores deverão se posicionar a uma distância de pelo menos 5 metros, cada um com 10 bolas, atentando para que cada jogador receba uma das bolas marcadas;
- O "predador" deverá escolher o local onde se posicionará, guardado o limite de pelo menos 1,5 m de um dos jogadores.

FASE I

Inicialmente, os jogadores deverão jogar um para o outro somente as bolas marcadas, tentando evitar a captura das mesmas pelo "predador". Esta fase deverá durar 5 minutos, e ao final, deverá ser contabilizado o sucesso na captura da "presa".

FASE II:

Os jogadores deverão lançar simultaneamente as bolas que receberam, inclusive a marcada, sempre aumentando o número de bolas lançadas. Nesta fase, os abastecedores deverão estar posicionados para suprir os jogadores com as bolas não capturadas.

Contabilize o sucesso de captura das bolas, tanto das marcadas quanto das não marcadas, após 5 minutos de lançamentos e compare em seguida o sucesso de captura entre as duas fases.

Sugestão de discussão

- Discutir o efeito do número e movimentação das presas no sucesso de captura, e em função das características distintivas das mesmas.

Sugestões de leitura: textos 1, 6, 9, 12, 14, 16, 18 (ver relação abaixo).

PRÁTICA 8: CORTE

Introdução

Um dos aspectos importantes da atividade reprodutiva de uma espécie é a corte, de modo a sinalizar para o indivíduo do sexo oposto a motivação para a cópula. Em várias espécies, são observadas posturas ou exibições de partes do corpo, que servem para chamar a atenção do parceiro potencial. Os sinais de corte são espécie-específicos e se apresentam de forma ritualizada, sendo importantes para o sucesso reprodutivo dos indivíduos envolvidos. A informação contida num sinal de corte deve ser compreendida de forma clara para que o indivíduo do sexo oposto possa reagir a ela adequadamente tendo como base o contexto de interação sexual.

Objetivo

Esta prática consiste na observação de exibições que caracterizam o ritual de corte em espécies que utilizam a comunicação visual, no caso, o peixe beta (*Beta splendens)*, com o objetivo de demonstrar a variedade de comportamentos que se manifestam de modo estereotipado em função do contexto.

Material

- Um par de aquários (25x20x15 cm) por grupo de alunos, cada um contendo um indivíduo de cada sexo.
- Um espelho.

Cuidados

Evitar objetos coloridos nas proximidades do aquário, que possam servir de estímulos visuais para os animais e atentar para a duração de cada janela de observação para evitar a exposição acentuada dos animais experimentais aos estímulos apresentados. Cada macho deve ser mantido em um aquário isolado, sem contato visual com fêmeas ou machos da sua espécie, antes de iniciada a prática.

Procedimento

A prática é subdividida em etapas, com intervalos de tempo pré-estabelecidos.

FASE I

Observação livre (*Ad libitum*): Nesta fase, o macho beta deverá ser observado numa situação neutra, sem contato visual com outro(s) indivíduo(s). O observador deverá dirigir atenção especial para a movimentação, coloração e volume corporal do animal. Em seguida, deverá ser feita a categorização dos comportamentos que serão observados e a definição da técnica de registro. Tal procedimento deverá ser repetido para a fêmea.

FASE II

O beta macho diante de um espelho: Deverá ser colocado um espelho diante do aquário de modo que a imagem do peixe seja refletida para o interior do mesmo. Com base na definição acima dos comportamentos e da técnica de registro, deverão ser anotadas possíveis alterações no padrão comportamental do animal focal.

O beta fêmea diante de um espelho: Deverá ser colocado um espelho diante do aquário de modo que a imagem do peixe seja refletida para o interior do aquário. Com base na definição acima dos comportamentos e da técnica de registro, deverão ser anotadas possíveis alterações no padrão comportamental do animal focal.

A seguir, os peixes deverão ser deixados em repouso durante um intervalo de tempo, registrando-se os comportamentos neste período.

FASE III

Os aquários do macho e da fêmea devem ser colocados lado a lado, na maior face do aquário. Com base na definição acima dos comportamentos e da técnica de registro, deverão ser anotadas possíveis alterações no padrão comportamental dos animais focais.

Os peixes deverão ser deixados em repouso após terem sido afastados os aquários, sem contato visual entre eles. Registrar então os comportamentos neste período.

FASE IV

A fêmea deverá ser transportada para o aquário do macho onde deverá permanecer durante um período de tempo pré-definido. Com base na escolha dos comportamentos e da técnica de registro, deverão ser anotadas possíveis alterações no padrão comportamental dos animais focais.

A fêmea deverá então ser retirada do aquário do macho e colocada de volta no seu aquário. Os peixes devem ser deixados em repouso, com os aquários afastados, sem que haja contato visual entre eles. Durante o mesmo intervalo já utilizado, registrar os comportamentos dos 2 indivíduos isolados.

Sugestão de Discussão:

- Discutir as semelhanças e diferenças da ritualização na luta e na corte

Sugestões de leitura: textos 1, 6, 7, 9, 11, 12, 14, 16, 18 (ver relação abaixo).

PRÁTICA 9: BALAS COMUNS, TERRAS COMUNS.

Introdução

A utilização de bens públicos e também a conservação ambiental são assuntos amplamente discutidos, e o que se observa é a dificuldade de se chegar a soluções possíveis para refrear a destruição desses bens de uso comum. Apesar de conscientes acerca das formas de se chegar a uma utilização harmoniosa desses bens, muitos indivíduos ainda se comportam de forma a obter o maior benefício imediato para si mesmo quando da utilização de um recurso comum, sem preocupação com os demais

envolvidos, ou com a utilização posterior daquele mesmo recurso. A possibilidade de discutir tal comportamento a partir da base teórica da teoria dos jogos pode ser bastante proveitosa no intuito de tentar compreender e ajustar esse padrão comportamental às necessidades impostas pela convivência em grupos que é característica da espécie humana.

Objetivo

Discutir aspectos relacionados à ecologia e conservação, abrindo espaço para a explorar a abordagem das terras comuns.

Material

- Balas

Cuidados

É importante evitar sugestões quanto a posturas ideais no consumo das balas, bem como procurar não dar pistas de que a distribuição de balas faz parte de uma atividade prática.

Procedimento

Como a atividade é realizada em longo prazo, sugere-se que as balas sejam oferecidas em pelo menos seis oportunidades.

Instruções Gerais

Antes de iniciar a prática propriamente dita, sugerimos a aplicação do seguinte questionário:

Responda sem se identificar. Os resultados serão divulgados e discutidos posteriormente:

1. *Você considera que é importante trabalhar para a conservação do meio ambiente? Por que?*
2. *Se cada pessoa se conscientizasse quanto ao seu papel para a conservação do meio, você acredita que seria possível mudar a situação atual?*
3. *Que coisas você pode fazer que seriam importantes para ajudar na conservação do meio ambiente?*

Numa aula posterior, o professor oferece algumas balas para os alunos. É extremamente importante que o número de balas supere o número de alunos em sala de

aula. Tais valores devem ser anotados. Ao final, o professor aguarda que todos os alunos se retirem da sala, e recolhe os papéis que os alunos tenham jogado no chão ou colocado em outras partes da sala, contando-os. O procedimento deve ser repetido em aulas posteriores, e gradativamente o professor deve diminuir o número de balas oferecidas.

A expectativa é que o número de papéis deixados na sala apresente um aumento, como também alguns alunos não consigam sequer uma bala, pois seus colegas acabam por pegar mais de uma logo de início. Além disso, com a redução do número, alguns podem ficar sem balas.

Os resultados sobre a quantidade de papéis de bala deixados na sala são apresentados, bem como o questionário aplicado no início da atividade. Os dados são então confrontados.

Sugestão de Discussão

- A questão da exploração e conservação do ambiente contrapondo o relato sobre as intenções de preservação e a postura adotada

Sugestões de leitura: textos 3, 8, 17, 19 (ver relação abaixo).

PRÁTICA 10: O JOGO DA GUERRA

Introdução

Os conflitos entre sociedades humanas mostram-se, ao longo da história, como situações que emergem ciclicamente, a partir do momento em que os interesses de determinados grupos começam a divergir. As disputas muitas vezes são desencadeadas quando o diálogo não tem mais eficácia para amenizar as divergências. Vários indivíduos unem-se em torno de um objetivo comum, e se confrontam com outro grupo, cujos indivíduos também têm um objetivo comum. Estabelece-se então a divisão entre "nós" e "eles", que, pela lógica dos envolvidos, só pode ser resolvida de forma beligerante.

Objetivo

Vivenciar uma situação que pode desencadear um conflito entre grupos.

Material

- Bexigas de duas cores para formar duas equipes

Cuidados

O principal cuidado a ser considerado é quanto à integridade física dos participantes da atividade. Durante a discussão o professor deve estar atento para demonstrar a base teórica das posturas adotadas durante a prática.

Procedimentos

Instruções Iniciais

- Cada aluno enche uma bexiga;
- Cada grupo tem um território marcado (um local dentro do espaço físico disponível). É importante que os territórios dos dois grupos sejam bem afastados um do outro;
- Cada grupo tem um ou dois anjos da morte – o anjo da morte é um integrante do grupo que tem a função de retirar os integrantes do outro grupo de dentro do território dele à medida que suas bexigas vão sendo estouradas;
- É estabelecido um tempo máximo de duração da atividade (“guerra”).

Em seguida, são passadas as seguintes instruções adicionais de como transcorrerá a atividade:

Os alunos deverão ter como objetivos

1. Não deixar as bexigas do seu grupo caírem no chão
2. Destruir as bexigas do outro grupo

Regras

1. Manter as bexigas do seu grupo sempre no alto;
2. O indivíduo que deixar uma bexiga cair será retirado do território pelo anjo da morte do grupo adversário e estará fora do jogo (“morreu”);
3. A bexiga que estava de posse do indivíduo que “morreu” fica sob responsabilidade do grupo;
4. Se um indivíduo tiver a bexiga estourada pelo oponente, ele será considerado “morto” e será retirado pelo anjo da morte do grupo adversário;

5. São permitidas invasões ao grupo adversário para estourar as bexigas do "inimigo", desde que o grupo mantenha pelo menos um integrante no próprio território.

Fim do jogo

Sairá vitoriosa a equipe que conseguir destruir as bexigas da outra ou aquela com maior número de integrantes sobreviventes.

Sugestão de Discussão

- Identificar as diferentes etapas de um conflito, a elaboração de estratégias, a ação coordenada dentro de cada grupo para poder atingir um objetivo comum, e até mesmo as reações pós-conflito enquanto vencedor ou perdedor.

Sugestão de leitura: textos 17 e 20 (ver relação abaixo).

LEITURAS SUGERIDAS

1. Alcock J. 2001. *Animal Behavior. An Evolutionary Approach*. 7ª ed. Sunderland: Sinauer Associates.
2. Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-67.
3. Axelrod R, Hamilton WD. 1981. The evolution of cooperation. *Scienc*e 21:1390-6.
4. Bradbury JW, Vehrencamp SL. 1998. *Priciples of Animal Communication***.** Sunderland: Sinauer Associates.
5. Brossut R. 1996. *Phéromones. La Communication Chimique chez les Animaux.* Paris: Editions du CNRS.
6. Campan R, Scapini F. 2002. *Éthologie: Approche systématique du comportement.* Bruxelas: DeBoeck Université.
7. Dawkins MS. 1989. *Explicando o Comportamento Animal.* São Paulo: Editora Manole.
8. Hardin G. 1968. The tragedy of the commons. *Science* 162:1243-8.
9. Krebs JR, Davies NB. 1996. *Introdução à Ecologia Comportamental.* São Paulo: Atheneu Editora.
10. Lehner PN. 1996. *Handbook of Ethological Methods.* 2ª ed. Cambridge: Cambridge

University Press.

11. Lorenz K. 1986. *Evolução e Modificação do Comportamento.* Rio de Janeiro: Interciência.
12. Manning A, Dawkins MS. 1992. *An Introduction to Animal Behaviour.* 4ª ed. Cambridge: Cambridge University Press.
13. Martin P, Bateson P. 1999. *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. 2ª ed. Cambridge: Cambridge University Press.
14. McFarland D. 1999. *Animal Behaviour.* 3ª ed. Harlow: Longman.
15. Paterson JD. 1992. *Primate Behavior. An exercise workbook.* Prospect Heights, Waveland Press.
16. Ridley M. 1995. *Animal Behavior. An Introduction to Behavioral Mechanisms, Development, and Ecology.* 2ª ed. Boston: Blackwell Scientific Publications.
17. Ridley M. 2000. *As origens da virtude*. Rio de Janeiro: Editora Record.
18. Slater PJB. 1999. *Essentials of Animal Behaviour.* Cambridge: Cambridge University Press.
19. Trives RL. 1972. The evolution of reciprocal altruism. *The Quartely Review of Biology* 46: 35-57.
20. Wright R. 2000. *Não Zero: a Lógica do Destino Humano*. Rio de janeiro: Campus.

REFERÊNCIAS

Brown JS, Collins A, Duguid P. 1989. Situated cognition and the culture of learning. *Educational Researcher* 18: 32–42.

Cross PK. 1987. Teaching for learning. *American Association for Higher Education Bull* 39: 3-7.

Freitas MTA. 2004. O pensamento de Vygotsky nas reuniões da ANPEd (1998-2003). *Educação e Pesquisa, São Paulo* 30: 109-138.

O'Drobinak DM, Woods CB. 2002. Compelling classroom demonstrations that link visual system anatomy, physiology, and behavior. *Advances in Physiology Education* 26(3): 204-209.

Lehner PN. 1996. *Handbook of Ethological Methods*. London: Cambridge University Press.

Martin P, Bateson P. 1993. *Measuring Behaviour*. London: Cambridge University Press.

Modell HI. 1996. Preparing students to participate in an active learning environment. *Advances in Physiology Education* 15: S69–S77.

Modell HI. 2004. Evolution of an educator: lessons learned and challenges ahead. *Advances in Physiology Education* 28: 88–94.

Tinbergen N. 1963. On aims and methods of Ethology. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, 20: 410-43.

SOBRE OS AUTORES

Maria Emilia Yamamoto

Pesquisadora 1A do CNPq, doutorou-se em 1990 pelo Programa de Psicobiologia da UNIFESP. Realizou pós-doutorado na *University of Reading*, UK, em 1994-1995. É professora titular do Departamento de Fisiologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, com vínculo desde 1979. Trabalha com cuidado à prole e organização social em sagüis. Investiga também a composição da dieta em humanos e o comportamento moral do ponto de vista evolutivo. É coordenadora do Grupo de Pesquisa Ecologia e Comportamento Animal do Diretório de Grupos de Pesquisa do CNPq e do Grupo de Trabalho da ANPEPP Psicologia Evolucionista. Coordenou, de 2005 a 2009 o projeto do Instituto do Milênio em Psicologia Evolucionista. Publicou vários trabalhos em periódicos de circulação internacional como *Folia Primatologica*, *International Journal of Primatology*, *Primates*, *Comparative Medicine*, *American Journal of Primatology*, *Acta Ethologica*, *Evolution and Human Behavior*. Faz parte do corpo editorial dos periódicos *Neotropical Primates* e *Estudos de Psicologia*. É assessora científica de várias revistas nacionais e internacionais. Atualmente é coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia, no qual orienta alunos de mestrado e doutorado.

Gilson Luiz Volpato

Sou biólogo (1978) formado pela Universidade Estadual Paulista (Unesp), Botucatu, SP; Mestre (1979) e Doutor (1986) por essa universidade, Rio Claro, SP; Pós-doutorado (1992) no Institute of Animal Sciences, Bet-Dagan, Israel. Desde 1981 sou docente do Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências de Botucatu, Unesp. Atuo também como membro associado do Centro de Aqüicultura da Unesp (Caunesp). Pesquisador de produtividade científica do CNPq (1B). Desenvolvo pesquisas na área de Bem-estar animal, estudando peixes dentro dos seguintes temas: agressão, estresse, comunicação, crescimento e efeitos da cor ambiente na vida desses animais. Publico regularmente artigos em periódicos internacionais, destacando nos últimos anos três revisões conceituais sobre o bem-estar: Diseases of Aquatic Organisms 75: 165-171, 2007; ILAR Journal 50: 329-337, 2009; Oecologia Brasiliensis 13: 05-15, 2009. Sou bolsista de produtividade pelo CNPq (nível 1B). Coordeno o grupo de pesquisa “Centro

de Estudos sobre Bem-Estar Animal" junto ao Diretório do CNPq. Fui fundador e editor-chefe do periódico ARBS Annual Review of Biomedical Sciences. Há 25 me dedico ao estudo e ensino da redação científica no Brasil, atividade que resultou em 7 livros (15 edições) e dezenas de cursos/palestras anuais. Durante 4 anos fui Presidente do Conselho Editorial dos Periódicos Científicos da Unesp, compreendendo revistas das três grandes áreas.

Eliane Gonçalves de Freitas

Bacharel em Ciências Biológicas pela Universidade Estadual Paulista (UNESP), Mestre em Zoologia e Doutora em Ciências (1999) pelo Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu, SP. Realizou pós-doutoramento junto ao Instituto Superior de Psicologia Aplicada (ISPA), Lisboa, Portugal, na área de Endocrinologia Comportamental. Atualmente é Livre-docente em Comportamento Animal, pelo Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas (IBILCE) da UNESP. Atua na área de comportamento de peixes, tendo como principal linha de pesquisa os fatores moduladores do comportamento social em ciclídeos. É docente dos Cursos de Bacharelado e Licenciatura em Ciências Biológicas. Orientadora nos programas de Pós-Graduação em Biologia Animal do IBILCE, UNESP, São José do Rio Preto, SP e em Aquicultura, do Centro de Aquicultura da UNESP (CAUNESP), Jaboticabal, SP, nos quais ministra as disciplinas de Comunicação Científica, Comportamento Animal e Comportamento de Peixes.

Silvia Mitiko Nishida

Formou-se em Ciências Biológicas, modalidade médica e pós-graduou-se na área de Fisiologia pela Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP, durante a qual, sob a orientação do Dr. Werner Robert Schmidek, desenvolveu estudos sobre o significado biológico das diferenças individuais na organização do comportamento social de ratos. Atualmente está lotada junto ao Departamento de Fisiologia do Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu, SP, ministrando aulas de Neurofisiologia e Comportamento Animal além de desenvolver linhas de pesquisa sobre agressão e seleção sexual, tendo como modelos experimentais os peixes e a codorna japonesa. Outra atividade de seu grande interesse é o desenvolvimento de material didático sobre comportamento animal para o ensino de Ciências e Biologia.

Renata Gonçalves Ferreira

Bacharel em Ciências Biológicas pela UFPE, mestre em Psicologia Comparativa pela USP-SP, e doutora em Antropologia Biológica pela Universidade de Cambridge (Inglaterra). Atualmente é Professora Adjunta no Departamento de Fisiologia e pesquisadora da Pós-graduação em Psicobiologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, onde ministra aulas de comportamento animal e ecologia comportamental (para graduação), e de bioestatística, cognição social e antropologia biológica (para pós-graduação). De formação eminentemente interdisciplinar, tem interesse em comportamentos pró-sociais, evolução da cooperação e padrões de organização social, desenvolvendo pesquisas com macacos-prego, saguis e golfinhos. Tem mais de 15 trabalhos publicados em revistas internacionais e capítulos de livro (nacionais e internacionais).

Alfredo Pereira Júnior

Graduou-se em Filosofia (Univ. Federal de Juiz de Fora, 1983), posteriormente concluindo Mestrado em Filosofia Contemporânea (UFMG, 1986), com Doutorado em Lógica e Filosofia da Ciência (UNICAMP, 1994) e Pós-Doutorado em Neurociência Cognitiva (Massachusetts Institute of Technology, 1996-98). Atualmente é Professor Livre Docente e Adjunto no Departamento de Educação do Instituto de Biociências de Botucatu, UNESP, onde ministra as disciplinas de graduação "História da Filosofia da Ciência", "Filosofia da Ciência" e "Metodologia e Filosofia da Ciência". É orientador nos cursos de pós-graduação em "Filosofia" (UNESP - Marília) e "Saúde Coletiva" (Unesp – Botucatu), ministrando disciplinas de "Conhecimento e Complexidade", "Filosofia das Neurociências" e "Epistemologia". É também editor associado da revista "Interface: Saúde, Comunicação e Educação".

Anette Hoffmann

É professora titular do Departamento de Fisiologia da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto-USP (FMRP-USP). Graduada em Medicina pela Universidade Federal de Santa Catarina, com doutorado em Fisiologia pela FMRP-USP e pós-doutorado realizado *no Centre National de la Recherche Scientifique* (CNRS), França. Trabalha nas áreas de neurofisiologia e neuroanatomia comparadas, com enfoque no estudo do comportamento defensivo em peixes e anfíbios. Nos últimos anos tem atuado em projetos culturais, procurando concretizar a criação do Centro de Memória e Museu

Histórico da FMRP-USP e promovendo cursos e exposições que visam a formação humanística dos alunos de graduação e pós-graduação. Atua na preservação da natureza, tendo criado uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) que abriga uma área de Mata Atlântica de cerca de 400 hectares.

Percília Giaquinto

É docente do Departamento de Fisiologia do Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP). Bióloga graduada pela Pontifícia Universidade Católica de Campinas, com doutorado em Zoologia (subárea Fisiologia e Comportamento Animal) pela UNESP- Botucatu e doutorado 'sanduíche' no *Freshwater Institute*, Winnipeg, Canadá e *University of Alberta*, Edmonton, Canadá. Desenvolve pesquisas na área de comportamento animal, especificamente sobre o papel de substâncias químicas liberadas por peixes mediando comportamentos intra e inter-específicos. Além de estudos comportamentais, desenvolve pesquisas relativas à fisiologia olfatória e, mais recentemente, estudos neuroanatômicos das conexões olfatórias.

Nelson Marques

Bacharel e Licenciado em Biologia pelo Instituto de Biociências da USP, com pós-graduação em Bioquímica e Biologia Molecular pelo Instituto de Química da USP. Criador, em 1981, e coordenador de 1981 a 1999, com Luiz Menna-Barreto, do GMDRB - Grupo Multidisciplinar de Desenvolvimento e Ritmos Biológicos, do Instituto de Ciências Biomédicas da USP, que introduziu a cronobiologia no Brasil. Realizou estágio de pós-doutoramento no Laboratório de Cronobiologia da Universidade de Minnesota, EUA, de 1984 a 1986 e em 1989. Dirigiu linhas de pesquisa em ritmicidade comportamental e intermodulação de freqüências em vertebrados até 1999, quando passa a se dedicar com mais intensidade à divulgação científica. Foi professor doutor do Departamento de Clínica Médica da Faculdade de Medicina da USP, de 1970 a 2003, quando se aposentou, desenvolvendo atividades de pesquisa no Instituto de Ciências Biomédicas da USP, de 1981 a 1999. Foi professor visitante, de 1999 a 2002, do Departamento de Fisiologia do Centro de Biociências da UFRN, e de 2003 até 2009, do Museu Câmara Cascudo, sendo o coordenador do NUDICT - Núcleo de Comunicação em Cultura, Ciência e Tecnologia do Museu Câmara Cascudo da UFRN. Desde 2010 é professor colaborador voluntário da UFRN.

Luiz Menna-Barreto

Biomédico pela Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto da USP, com pós-graduação em Fisiologia pelo Instituto de Ciências Biomédicas da USP. Criador, em 1981, com Nelson Marques, e coordenador de 1981 até o presente, do GMDRB - Grupo Multidisciplinar de Desenvolvimento e Ritmos Biológicos, do Instituto de Ciências Biomédicas da USP, que introduziu a cronobiologia no Brasil. Realizou estágio de pós-doutoramento no Laboratório de Psicofisiologia da Universidade Franche-Comté, Besançon, França, de 1986 a 1987. Dirige linhas de pesquisa em ontogênese do ciclo vigília/sono. Foi professor doutor do Departamento de Fisiologia e Biofísica do Instituto de Ciências Biomédicas da USP de 1980 a 2005, sendo atualmente professor titular da Escola de Artes, Ciências e Humanidades da USP (USP Leste).

Charles T. Snowdon

Recebeu seu diploma de bacharel em Psicologia no *College Oberlin* e o seu mestrado e doutorado em Psicologia na Universidade da Pennsylvania. Atualmente, é professor de Psicologia e Zoologia na Universidade de Wisconsin, Madison. Ele e seus alunos estudam o comportamento de primatas, principalmente os da América do Sul, com maior ênfase nos macacos com sistema de reprodução cooperativa, os sagüis e os micos. Estuda comunicação, cognição e comportamento reprodutivo dos micos de tufo branco em cativeiro, e como seus orientandos, já realizou pesquisa de campo na Argentina, Belize, Brasil, Colômbia, Equador e Peru. Foi editor das revistas científicas *Animal Behaviour* e *Journal of Comparative Psychology* e foi Presidente da *Animal Behavior Society*.

Briseida D. Rezende

Possui graduação em Ciências Biológicas pela Universidade de São Paulo (1994), mestrado em Psicologia (Psicologia Experimental) pela Universidade de São Paulo (1999) e doutorado em Psicologia (Psicologia Experimental) pela Universidade de São Paulo (2004). Atualmente é professor doutor da Universidade de São Paulo. Tem experiência na área de Zoologia, com ênfase em Comportamento Animal, atuando principalmente nos seguintes temas: aprendizagem, *Cebus*, *Cebus apella*, utilização de ferramentas e macaco-prego.

Patricia Izar

Possui graduação em Ciências Biológicas pela Universidade de São Paulo (1990), mestrado em Psicologia (Psicologia Experimental) pela Universidade de São Paulo (1994) e doutorado em Psicologia (Psicologia Experimental) pela Universidade de São Paulo (1999). Atualmente é bolsista de produtividade do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e professor doutor da Universidade de São Paulo. Tem experiência na área de Psicologia, com ênfase em Estudos Naturalísticos do Comportamento Animal, atuando principalmente nos seguintes temas:socioecologia de primatas neotropicais, psicologia evolucionista, cognição espacial de primatas.

Katsumasa Hoshino

Formado em Psicologia pela Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo. Trabalhou inicialmente na área de Psicofarmacologia e, posteriormente, em Neurofisiologia na Faculdade de Medicina da Universidade de São Paulo e na Faculdade de Ciências Médicas e Biológicas de Botucatu (atual UNESP) onde se aposentou. Montou laboratórios e grupos de pesquisa, orientando várias pessoas em diferentes áreas (Fisiologia, eletrofisiologia, comportamento, fisiologia de invertebrados). Estagiou nos laboratórios do Prof. G. Moruzzi, em Pisa (Itália) e participou de diversas expedições brasileiras à Antártica. É atualmente professor de Psicofisiologia, com pesquisas centradas na fisiologia do sono.

Vera Silvia Raad Bussab

Doutorou-se em 1981 no Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental da USP. É professora do Departamento de Psicologia Experimental do Instituto de Psicologia Experimental da Universidade de São Paulo desde 1975. Atua na linha de pesquisa Comportamento Animal e Etologia do Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental. É membro do Grupo de Trabalho da ANPEPP "Contextos sociais de desenvolvimento: aspectos evolutivos e culturais" e do Grupo de Pesquisa "Comportamento e Evolução" do Diretório de Grupos de Pesquisa do CNPq. Entre as principais publicações destacam-se Bussab VS, Ribeiro FL. 1998. Biologicamente cultural. *In*: Lídio de Souza *et al*. (org.). *Psicologia: Reflexões (Im)Pertinentes*. São Paulo: Casa do Psicólogo; e Gosso Y, Morais MLSE, Otta E, Ribeiro FL, Bussab VSR. 2004. Play in hunter-gatherer society. pp. 213-253. *In*: Smith PK, Pellegrini A (eds.). The Nature of Play: great apes and humans. New York: Guilford Press; e Bussab VSR.

2000. Fatores hereditários e ambientais no desenvolvimento: a adoção de uma perspectiva interacionista. *Psicologia: Reflexão e Crítica*, 13(2): 233-43.

Fernando Leite Ribeiro

Doutorou-se em 1972 no Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental da USP. É professor do Departamento de Psicologia Experimental do Instituto de Psicologia Experimental da Universidade de São Paulo desde 1968. Atua na linha de pesquisa Comportamento Animal e Etologia do Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental. Ministra as disciplinas de Pós-Graduação PSE 5778 "Comportamento Humano: Origens Evolutivas, PSE 5834 Seminários de Pesquisa em Etologia I e PSE 5841 Seminários de Pesquisa em Etologia II. É membro do Grupo de Pesquisa Comportamento e Evolução do Diretório de Grupos de Pesquisa do CNPq. Entre as principais publicações, destacam-se Ribeiro FJL, Otta E, Bussab V. 2004. pp. 229-84. *In*: ML Seidl de Moura (ed.). *O Bebê do Século XXI: a psicologia em desenvolvimento*; Gosso Y, Morais MLSE, Otta E, Ribeiro FL, Bussab VSR. 200). Play in hunter-gatherer society. pp. 213-253. *In*: Smith PK, Peter K, Pellegrini A (eds.). *The Nature of Play: Great Apes and Humans*. New York: Guilford Press; e Otta E, Ribeiro FL, Bussab VSR. 2004. Inato-adquirido e a persistência de uma dicotomia. *Revista de Ciências Humanas*, 34: 283-311.

Emma Otta

Doutorou-se em 1984 no Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental da USP. É professora doutora do Departamento de Psicologia Experimental do Instituto de Psicologia Experimental da Universidade de São Paulo desde 1980. Atua na linha de pesquisa Comportamento Animal e Etologia, do Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental. É coordenadora do Grupo de Pesquisa Comportamento e Evolução do Diretório de Grupos de Pesquisa do CNPq e membro do Grupo de trabalho da ANPEPP Psicologia Evolucionista. Entre as principais publicações destacam-se Campos LS, Otta E, Siqueira JO. 2002. Sex differences in mate selection strategies: Content analyses and responses to personal advertisements in Brazil. *Evolution and Human Behavior*, 5: 395-406 e Otta E, Queiroz RS, Campos LS, Silva MWD, Silveira MT. 1999. Age differences between spouses in a Brazilian marriage sample. *Evolution and Human Behavior*, 2: 99-103.

Regina H. F. Macedo

Concluiu o bacharelado em Ciências Biológicas pela Universidade de Brasília (UnB) em 1983. No ano seguinte (1984) concluiu um mestrado em Educação pelo *Lesley College* (E.U.A.). Obteve um mestrado e Ph.D. em Zoologia na *University of Oklahoma* (E.U.A.) em 1986 e 1991, respectivamente. Sua tese de Ph.D. foi dedicada ao estudo do comportamento e sistema social de *Guira guira* (Cuculidae: Aves). É professora adjunta no Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília desde 1993. Finalizou em 2003 um pós-doutorado na *University of St. Andrews* (Escócia), onde desenvolveu uma linha de pesquisa relacionada à utilização de métodos moleculares aplicados ao estudo do comportamento. Na UnB coordena o Laboratório de Comportamento Animal, dedica-se ao ensino na graduação e na pós-graduação, sendo credenciada para orientar alunos nos Programas de Pós-Graduação em Ecologia e em Biologia Animal. É pesquisadora do CNPq desde 1997 e integra o Grupo de Pesquisa 'Biologia e Conservação da Fauna do Cerrado' do CNPq (GRPesq). Com o intuito de aumentar o perfil de latino-americanos no cenário internacional, na área de comportamento animal, atua desde 1998 no *Latin American Affairs Committee do Animal Behavior Society* (E.U.A.), sendo a atual coordenadora. Atuou também como membro do *Developing Nations Grant Committee* dessa mesma sociedade entre 1999 e 2000. Participou da comissão de organização do XXVIII *International Ethological Society Conference* (Florianópolis, 2003). Tem diversas publicações em periódicos internacionais (*Animal Behaviour, Behavioral Ecology & Sociobiology, The Auk, Molecular Ecology, Journal of Avian Biology* etc.).

Felicity Ann Huntingford

Natural de Londres, Grã-Bretanha, é formada em Ciências Biológicas, tendo concluído o Doutorado pela Universidade de Oxford, Grã-Bretanha em 1978. É Professora Titular e Chefe da Divisão do Environmental & Evolutionary Biology, do Instituto de Biomedicina e Ciências da Vida, (*Institute of Biomedical and Life Sciences*), Universidade de Glasgow, Escócia, onde participa em Cursos de Graduação (Bacharelado em Ciências Biológicas e em Ecologia) e Programas de Pós-Graduação (em Ciências Biológicas). É pesquisadora prestigiada pela *Royal Society of Edinburgh*, Grã-Bretanha. É autora dos livros *Animal Conflict* e *The Study of Animal Behaviour*. Orientou vários alunos de graduação e pós-graduação. É autora de vários trabalhos

científicos e capítulos de livros publicados, além de participar na assessoria científica de várias revistas internacionais.

Sathyabama Chellappa

Natural de Sri Lanka, naturalizada brasileira, é formada em Ciências Biológicas, Bacharelado em Sri Lanka e Mestrado na Índia, tendo concluído o Doutorado pela Universidade de Glasgow, Escócia, em 1988 e pós-doutoramento na Universidade de Stirling, Grã-Bretanha, em 1994. É professora titular, lotada no Departamento de Oceanografia e Limnologia, Centro de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, desde 1977, onde participa em cursos de graduação e Programas de Pós-Graduação (em Ciências Biológicas, em Bioecologia Aquática e em Psicobiologia). É bolsista de produtividade nível 1C do CNPq e desenvolve pesquisas nas áreas de Piscicultura, Ecologia e Comportamento dos Peixes. É Coordenadora da Base de Pesquisa em Ecologia Aquática e Aqüicultura do Centro de Biociências, UFRN. Foi Coordenadora (1995-1999) e Vice-Coordenadora (2000-2003) do PPG em Bioecologia Aquática da UFRN e desde 2004 é Vice-Coordenadora do PPG em Ciências Biológicas da UFRN. Foi membro do Comitê de Avaliação da CAPES-MEC em 2002. Orientou 22 bolsistas de Iniciação Cientifica, 20 Monografias de Graduação, 12 alunos de Especialização, 17 de Mestrado e 5 de Doutorado. É autora de vários trabalhos científicos e capítulos de livros publicados, além de participar na assessoria científica de várias revistas nacionais e internacionais.

Maria Bernardete Cordeiro de Sousa

Graduada em Medicina pela Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN) em 1977. Concluiu o Mestrado e o Doutorado em Neurofisiologia pela Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP, São Paulo, em 1980 e 1983, respectivamente. Realizou o pós-doutorado em Etologia Fisiológica no *Wisconsin National Primate Research Center* na Universidade de Wisconsin, EUA, em 1996 e 1997. Atualmente é professora titular do Departamento de Fisiologia da UFRN, onde atua como orientadora no Programa de Pós-graduação em Psicobiologia do Centro de Biociências e também no Programa de Pós-graduação em Ciências da Saúde. Pesquisadora do CNPq e líder do grupo de Pesquisa do Laboratório de Endocrinologia Comportamental da UFRN.

Hélderes Peregrino Alves da Silva

Graduada em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Rio Grande do Norte, em 1988. Mestre em Psicobiologia pela UFRN (1995) e Doutora em Psicologia Experimental pela USP (2003). Atualmente é professora Adjunta do Departamento de Fisiologia e do Programa de Pós-graduação em Psicobiologia, Centro de Biociências, UFRN, e pesquisadora do grupo de Pesquisa do Laboratório de Endocrinologia Comportamental.

Donald D. Broom[54]

Foi o primeiro professor de bem-estar animal lotado no Departamento de Medicina Veterinária, na universidade de Cambridge, desde 1986. Seu Centro para o Bem-estar Animal e Antrozoologia tem desenvolvido conceitos e métodos de avaliação científica do bem-estar animal. Publicou cerca de 500 artigos sobre habilidades cognitivas dos animais, o bem-estar de bezerros, porcos, galinhas, animais de laboratório, de zoológicos etc., em relação a manutenção e transporte, problemas comportamentais de animais de estimação, atitudes em relação aos animais e ética no uso dos animais. Proferiu conferências sobre bem-estar animal em 37 países, e tem colaborado no Reino Unido (FAWC e APC) e em comitês do Conselho Europeu sobre bem-estar animal. Foi presidente, ou vice-presidente, de comitês científicos europeus sobre bem-estar animal, desde 1990. Entre seus oito livros estão *Stress and Animal Welfare, Coping with Challenge : Welfare in Animals including Humans, The Evolution of Morality and Religion*, and *Domestic Animal Behaviour and Welfare*,.

Arrilton Araújo

Doutor em *Biologie Des Organismes* pela *Universite de Paris XIII* (Paris-Nord), França. É professor titular da Universidade Federal do Rio Grande do Norte e foi coordenador do programa de Pós-Graduação em Psicobiologia da mesma universidade. Ministra as disciplinas de Ecologia Comportamental, Comportamento Animal e Etologia Aplicada para a graduação e pós-graduação. Áreas de pesquisa: Ecologia e comportamento de sagüis comuns, Ecologia da formiga *Dinoponera quadríceps*. Principais publicações: Foraging Behavior of the Queenless Ant *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera, Formicidae). *Neotropical Entomology*, 36: 1-6, 2006; Behavioral strategies and hormonal profile of dominant and subordinate common marmoset

[54] Informações obtidas na revista *Annual Review of Biomedical Sciences* 10: T79-90, 2008, com permissão do editor.

(*Callithrix jacchus*) female in wild monogamous groups. *American Journal of Primatology*, 67: 37-50, 2006.

Fívia de Araújo Lopes

É professora da Universidade Federal do Rio Grande do Norte e do Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia (UFRN). Fez seu doutorado na UFRN em Psicobiologia. Trabalha atualmente com evolução do comportamento humano e investiga o comportamento social e alimentar em outras espécies animais. Faz parte da Base de Pesquisa Ecologia e Comportamento Animal. Ministra aulas nas disciplinas de Comportamento animal (graduação e pós-graduação), Evolução do Comportamento Humano (graduação e pós-graduação), Bases Evolutivas do Comportamento (pós-graduação) e Métodos e Técnicas no Estudo do Comportamento (pós-graduação).

Maria de Fátima Arruda

É doutora em Psicobiologia pela Escola Paulista de Medicina. Professora do Departamento de Fisiologia e do Programa de Pós-graduação em Psicobiologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte. As principais áreas de pesquisa são: comportamento social em saguis e comportamento alimentar em camarões. Publicações mais relevantes: Two breeding females within free-living groups may not always mean polygyny: Alternative subordinate female strategies in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologia*, 76: 10-20, 2005; Comportamento de *Litopenaeus vannamei* (Boone 1931) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) em função da oferta do alimento artificial nas fases clara e escura do período de 24 horas. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(3): 648-652, 2005.